Studien über Flimmerzellen

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität

eingereicht am 1. Juli 1909

von

Hubert Erhard

ACAD.
LUDOVIC.
BIBL.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1910

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548314_0070

Meiner Mutter und dem Andenken meines Vaters

gewidmet

Inhalt.

Seite

1. Einleitung 310
2. Material und Methoden 311
3. Morphologie der Flimmerzelle 313
   A. Allgemeines 313
      a) Einteilung 313
      b) Vorkommen 313
   B. Spezielles 314
      aa) Material 314
      bb) Zellbestandteile ohne Flimmerapparat 314
         a) Kern 314
         b) Schlußleiste 315
         c) Zellsaum 317
         d) »Diplosomen« und »Trophospongien« 318
         e) Anhang 319
      cc) Flimmerapparat 319
         a) Cilien 319
         b) Basalkörper 326
         c) Basalkörperfasern 328
         d) Zwischenstücke 329
         e) Faserwurzeln 331
4. Genese des Flimmerapparates 344
   A. Flimmerung und Pseudopodien 344
      a) Entstehung von Flimmerbewegung aus Pseudopodien 344
      b) Vergehen und Umwandeln der Cilien 345
      c) Pseudopodienbildung bei Verbandszellen 349
   B. Genese des Flimmerapparates im engeren Sinn 350
      a) Genese desselben bei Metazoen 350
      b) Teilung von Flimmerzellen bei Metazoen 355

Seite
C. Die Henneguy-Lenhossékssche Theorie 360
a) Einleitung 360
b) Henneguys Ausführungen 360
c) Lenhossékś » 362
d) Gründe für und wider die Theorie 362
e) Anhang 375
5. Funktion des Flimmerapparates 379
A. Cilie und Basalapparat 379
a) Einleitung 379
b) Arten der Bewegung 380
c) Stoffwechsel 380
d) Autonomie der Bewegung 381
e) Flimmerung im Zusammenhang und Reizübertragung 395
B. Faserwurzeln 396
a) Historisches 396
b) Eigene Versuche 404
c) Einwände und Kritik der fremden Ansichten 421
d) Anhang 425
6. Zusammenfassung und Schluß 427

1. Einleitung.

Die folgenden Untersuchungen wurden auf Rat von Herrn Privatdozent Dr. Goldschmidt angestellt. Bei seinen Studien über Mastigamöben war Herrn Dr. Goldschmidt eine merkwürdige Beziehung zwischen der Geißel und ihrem ins Plasma ziehendem Fortsatz bei *Mastigella vitrea* aufgefallen, eine Entdeckung, die ich an andrer Stelle näher schildern werde, und so riet er mir, die unter dem Namen Faserwurzeln bekannten analogen Gebilde der *Anodonta*-Typhlosoliszellen gleichfalls auf ihre Natur und Bedeutung hin zu untersuchen.

Von der Überlegung ausgehend, daß bei *Mastigella* durch Ausstoßen bzw. Einziehen der Faserwurzel die Geißel verlängert und verkürzt wird, glaubte Herr Dr. Goldschmidt, daß eine analoge Funktion den Faserwurzeln der Metazoenzellen zukomme, und riet mir, durch Anwendung einer Kirschgummilösung den Widerstand der Cilien zu steigern und zu beobachten, ob nicht auch hier künstlich das entstehe, was bei *Mastigella* natürlich vor sich geht, nämlich: Verkürzung der Cilie durch Einziehen der Wurzel. Von diesem ersten Versuch ausgehend, erweiterte sich die Arbeit zu einer Erörterung der Flimmerzellenfrage überhaupt. Das hierzu notwendige Literaturstudium wurde in Anbetracht dessen, daß sich allgemeine

Fragen nicht ohne reichliches Herbeiziehen derselben beantworten ließen, ferner, daß seit fast 30 Jahren — seit ENGELMANN — die Forscher nur einem jeweils ziemlich eng begrenzten Teil derselben ihre Aufmerksamkeit zuwandten, zu einer Übersicht über die ganze einschlägige Literatur erweitert. Vollständigkeit konnte und sollte dabei nicht erzielt werden, dennoch war ich bestrebt, für jede allgemein interessante Tatsache wenigstens einen Beleg zu bringen.

2. Material und Methoden.

Als Material dienten mir vor allem die Zellen der Typhlosolis von *Anodonta*. Daneben kamen noch zur Verwendung die Kiemenzellen von *Anodonta*, die Lebergangzellen von *Helix pomatia*, die Flimmerzellen der Rachenschleimhaut des Frosches, die adorale Wimperspirale von *Stentor coerulens*, die Körpercilien von *Frontonia*, ferner das Darmepithel von *Helix pomatia*, die Zellen des Nebenhodens des Meerschweinchens, die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*, und endlich überließ mir mein Freund Dr. FRITZ ZIEGLWALLNER ein Präparat des Ependyms eines menschlichen Embryos.

Als Methoden dienten folgende: Die *Anodonta*-Typhlosoliszellen wurden auf Rat von Herrn Dr. GOLDSCHMIDT im Leben in Wasser und in einer Kirschgummilösung untersucht. Dies geschah unter Deckglas — es wurden auserlesene, nur 0,006 mm dicke hierzu verwendet, um ja jeden Druck zu vermeiden — mit Anwendung von Wachsfüßchen. Ein Stückchen Typhlosolis war vorher so der Länge nach durch ein scharfes Skalpell geteilt worden, daß man die Zellen so legen konnte, daß die am weitesten vorspringenden und sich somit vom hellen Untergrund abhebenden möglichst hoch zu liegen kamen, um von der Immersion erreichbar zu sein. Zu den Beobachtungen wurden nur ganz unversehrte, durch nichts gestörte Objekte verwendet, falls nicht eigens die Bezeichnung »Druckversuch« beigefügt ist. Sämtliche Beobachtungen wurden mit 1000facher Vergrößerung (ZEISS Comp. Oc. 8, Imm. 2 mm) gemacht. Die Kirschgummilösung war so konzentriert als möglich, d. h. von solcher Viscosität, daß sich eben noch jedes einzelne Gummistückchen im Wasser auflöste. Da aber am Gewebe selbst natürlich immer noch reichlich Wasser hängengeblieben war, war die Dichtigkeit der einwirkenden Flüssigkeit eine weit geringere. In Wasser wie in Kirschgummi wurde die Länge der Cilien mit einem LEITZschen

Ocularmikrometer gemessen, und zwar geschah dies so, daß zu in Wasser befindlichen Zellen auf der einen Seite des Deckgläschens eine Kirschgummilösung geleitet wurde, welche durch Entziehung des Wassers durch Filtrierpapier auf der andern unter das Gläschen gezogen wurde. In entsprechender Weise wurde der Kirschgummi wieder entzogen. Um ja sicher stets die gleiche Stelle zu messen, wurde, da manchmal durch die Änderung der Viscosität eine leichte Ortsverschiebung eintrat, der Kreuzstich angewendet.

Eine zweite Untersuchung betraf fixiertes gefärbtes Material, das im Augenblick der Abtötung sich in Wasser bzw. Kirschgummilösung befand. Mit wenig Erfolg wurde zur Fixierung Pikrinessigsäure und Carnoys Gemisch, mit gutem Sublimat $^1/_2$ conc., die Fixierung nach Benda, Sublimat $^1/_2$ conc. + 5 Teile Eisessig sowie Sublimat-Alkohol-Eisessig angewendet. Alle diese Fixierungen standen aber erheblich zurück hinter der Mischung Sublimat $^1/_2$ conc. + 2 Teile Eisessig, die für das Studium aller Zellbestandteile am geeignetsten war. Speziell zum Studium der Faserwurzeln auf ganz dünnen, 1 μ dicken Schnitten erwies sich etwa $8^1/_2$ % Formol am geeignetsten. Die Schnitte wurden längs und quer zur Achse der Typhlosolis, und zwar in der Dicke von 1 bis höchstens 7 μ dicken Schnitten gemacht. Gefärbt wurde vor allem mit Eisenhämatoxylin und Apathys sogen. Nachvergoldung. Bei ersterer Färbung schien es mir, als ob durch Zusatz von sogen. Plasmafärbungen, wie Eosin, Bordeaux oder Lichtgrün, die Schärfe des Bildes eher beeinträchtigt würde. Waren auch alle Versuche, mit Bielschowskys Methode — [Zimmermann, (242)] — die Faserwurzeln darzustellen, vergeblich, so möchte ich doch auch die dahin zielenden Versuche an dieser Stelle erwähnen, um Herrn Dr. Zieglwallner und Herrn Heinrich, Assistenten am Zahnärztlichen Institut, auch hier meinen besten Dank für ihre vielfachen Bemühungen zu sagen. — Ein weiterer Versuch an Typhlosoliszellen erstreckte sich auf die Feststellung von Wärmewirkungen, wozu mir ein vom Institut überlassener Nutallscher heizbarer Mikroskopierschrank diente. Auch hier wurde stets 1000fache Vergrößerung angewendet.

Die Kiemenzellen wurden senkrecht zur Kiemenlänge meist 5 μ geschnitten und am besten mit Subl. 2 Teile Eisessig fixiert, wogegen Bendas Fixierung ziemliche Quellungen hervorrief. Als Färbungen dienten die nach Weigert — Heidenhain — van Gieson und die Eisenhämatoxylinmethode mit oder ohne Bordeaux oder Eosin. Die Lebergangzellen von *Helix pomatia* wurden gleichfalls mit Subl.

2 Teile Eisessig fixiert und mit den gleichen Färbungen behandelt, ferner noch mit Delafieldschem Hämatoxylin und mit Boraxkarmin in Schnittfärbung bei 5 μ Dicke. Bei Boraxkarmin ist ein sehr rasches Extrahieren — langsames in einer Mischung von Glyzerin und salzsaurem Alkohol bewährte sich weniger — das beste. Die Rachenschleimhaut des Frosches wurde in physiologischer Kochsalzlösung mit oder ohne Zusatz von Kirschgummi untersucht, und die Cilien wurden bei 1500facher Vergrößerung gemessen. Die Wimperspirale von *Stentor* und die Cilien von *Frontonia* wurden gleichfalls mit und ohne Kirschgummizusatz studiert. — Die Darmzellen von *Helix* und die Nebenhodenzellen vom Meerschweinchen wurden mit Subl. 2 Teile Eisessig und Eisenhämatoxylin oder Weigert — Heidenhain — van Gieson gefärbt, besonders günstig erwies sich für die Nebenhodenzellen E. H. mit Lichtgrün. — Über die Behandlung des Ependympräparates ließ sich nichts mehr erfahren; es scheint mit E.H.-Bordeaux gefärbt zu sein.

3. Morphologie der Flimmerzelle.

A. Allgemeines.

a) Einteilung.

Rein morphologisch kann man die Flimmerzellen einteilen in solche mit circumpolarer und solche mit polarer Flimmerung. Erstere finden sich bei Ciliaten, letztere bei Mastigamöben, Flagellaten, verschiedenen Schwärmsporen und bei Metazoen.

b) Vorkommen.

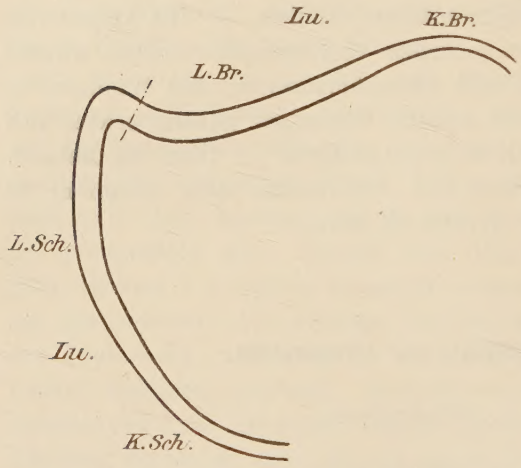
Flimmerzellen kommen fast in jeder Klasse des Tierreiches vor. Bis vor kurzem wurden stets die Arthropoden als Ausnahme von dieser Regel erwähnt. Eine Bemerkung von Fol (59. S. 229), der von Wimperzellen in den Schleifenkanälen von *Peripatus* spricht, blieb merkwürdigerweise in der ganzen Literatur völlig unbeachtet. Jetzt hat auch Vignon (230) — es ist dies allerdings der einzige neuere Fall — bei einem Arthropoden, nämlich im Darm der *Chironomus*-Larve, Flimmerbewegung am Lebenden gesehen und typische Flimmerzellen nach Fixierung festgestellt. Nie wurde Flimmerbewegung bei Nematoden gesehen.

B. Spezielles.

aa) Material.

Die folgende Beschreibung einer echten Flimmerzelle geht aus von meinen Beobachtungen an der Typhlosolis von *Anodonta*; daneben wurden ihr noch die Darstellungen verschiedener Autoren an diesem und andern Objekten sowie meine Beobachtungen an den Kiemen von *Anodonta*, Lebergängen und dem Darm von *Helix pomatia* und den Epididymiszellen des Meerschweinchens zugrunde gelegt. Die gröberen anatomischen Verhältnisse finden sich für meine ersteren drei Objekte bei Lang (141), für die Molluskenkiemen im besonderen bei Posner (180) und Bonnet (19) dargestellt. Im besonderen unterscheide ich an der Typhlosolis eine Reihe hellerer, schmalcylindriger Zellen auf der einen Seite, die gegen die Befestigung des Krystallstabes hin immer schmäler und länger werden, und eine zu dieser in etwa rechtem Winkel stehende Reihe breitcylindrischer, dunklerer Zellen (Fig. A und 1—3). Die Untersuchungen erstrecken sich hauptsächlich auf die ersteren. Der Einfachheit wegen bezeichne ich im folgenden die dem Darmlumen zugekehrte Seite als die distale, die entgegengesetzte als die proximale.

Fig. A.



Anodonta typhlosolis. Querschnitt. Schema. *Lu.* = Darmlumen. *K.Sch.* = Kurze, schmale Zellen. *L.Sch.* = Lange, schmale Zellen. *L.Br.* = Lange, breite Zellen. *K.Br.* = Kurze, breite Zellen. —·— Grenze zwischen schmalen und breiten Zellen.

bb) Zellbestandteile ohne Flimmerapparat.

a) Kern.

In der auf einer Lage straffen fibrillären Bindegewebes aufsitzenden Zellreihe fällt fürs erste die wechselnde Lage des Kerns auf. An konvexen Stellen distal, an etwas konkaven Stellen proxi-

mal gelegen, alternieren sie bei ebener Zellage. Brücke (23), v. Spee (213) und M. Heidenhain (91) haben aus diesem Verhalten an Darmepithelien auf einen starken Druck geschlossen, unter dem die mit flüssigerem Plasma und festerem Kern versehenen Zellen stehen, v. Spee (213) hat ihn zu berechnen versucht und Heidenhain (91) hat uns ein Schema der Anordnung gegeben. Der längsovale, fast die ganze Breite der Typhlosoliszelle einnehmende Kern besitzt ein oder zwei Kernkörperchen. Die Zweizahl geht aus der Einzahl durch Teilung ohne merkliche Veränderung der übrigen Kernbestandteile vor sich (Fig. B).

Fig. B.

Kernkörperchenteilung. Schema. Typhlosolis.

Bisweilen beobachtete ich am gefärbten Material Kernkörperchenausstoßung bei Vorhandensein von zwei Nucleoli, das distale Kernkörperchen der Kernmembran genähert oder dieselbe vorwölbend, oder endlich außerhalb des Kerns. Es findet also Kernkörperchenausstoßung statt (Fig. 4 *a—e*). Über das Schicksal des ausgestoßenen Kernkörperchens konnte nichts ermittelt werden, es scheint mir aber, als ob sich der Nucleolus im Zellplasma auflöse. Der ganze Vorgang muß als normal betrachtet werden, da keinerlei pathologische Veränderungen der Zelle dabei beobachtet wurden.

b) Schlußleiste.

Ein weiterer Bestandteil im Epithel der Typhlosolis ist die Schlußleiste. Ich fand sie ferner in den Flimmerzellen der Kiemen desselben Tieres und den *Helix*-Lebergangzellen. In diesen drei Fällen ist sie allerdings sehr schwach entwickelt. Ganz besonders schön aber stellte sie sich mir dar bei den Zellen der Ductuli efferentes des Meerschweinchens (Fig. 5 und 6). Zu ihrer Beurteilung möchte ich folgende Beobachtungen andrer Autoren heranziehen: Die von Fuchs (66) an den Coni vasculosi der Maus, Studnicka (222) am Ependym, Schmincke (199) an den Schleim- und Eiweißzellen der Regio respiratoria des Menschen, Maziarski (161) an den Ampullen der Nephridien der Oligochäten, Studnicka (224) bei den verschiedensten Epithelien, Gurwitsch (78) am Kaninchenfimbriaepithel, einer Drüsenzelle aus dem Lumbricusdarm und (79) an secernierenden menschlichen Nebenhodenzellen, Heidenhain und Cohn (98) an Epithelien von Vogelembryonen; ein Schema gibt endlich Stöhr in

seinem Lehrbuch. Was die Lage der Schlußleisten betrifft, so fand sie Gurwitsch (78) in gleicher Höhe, Studincka (224) und ich unter dem Zellsaum; wenn ein solcher fehlte, befanden sie sich am Ende der Zellen, höchstens von einer protoplasmatischen Quellkuppe (Heidenhain und Cohn) (98) oder von einem Sekretpfropf (Schmincke) (199) überragt. Über ihre Bedeutung gibt es drei Ansichten. Heidenhain und Cohn (98) glauben, daß sie die Bedeutung haben, das Eindringen schädlicher Substanzen von außen in das Innere der Intercellularlücken zu verhindern, Studnicka (224) glaubt, daß an seinem Objekt, dem Ependym, schon die Membrana limitans interna diesen Dienst erfülle und sie demnach nur zur Zellverkittung dienen könnten, Herr Dr. Goldschmidt endlich deutete sie in seiner Vorlesung als formgebende Substanzen, die die Wirkung eines auf eine flüssige Substanz aufgelegten Drahtgitters (sogen. Plateausche Tropfen) haben. Die Heidenhainsche Auffassung scheint mir durch Studnickas Betrachtung widerlegt. Daß sie aber nur zur Verkittung dienen sollten, scheint mir nicht wahrscheinlich, da dazu nicht so ungemein widerstandsfähige Gebilde, wie dies die Schlußleisten sind, nötig sind, und es zahlreiche feste Epithelien ohne solche gibt. Bedenkt man ferner, daß sie sich bei Zellen mit Zellsaum gerade an der Stelle befinden, an der das flüssige Protoplasma der meisten Stütze bedarf, nämlich an der Verbindungsstelle der seitlichen Zellgrenze mit dem Zelldeckel, und daß dieser umso notwendiger ist, als in der Zelle ein starker Überdruck herrscht, so ist es schon bei diesen Zellen das Wahrscheinlichste, daß die Schlußleisten zu ihrer Formerhaltung dienen. Bestärkt wird diese Auffassung noch dadurch, daß die Schlußleisten von den nackten Zellen besonders solche mit noch nicht so entwickelter Eigenform — also wohl noch nachgiebigerem Plasma — auszeichnen, wie embryonale Zellen (Heidenhain und Cohn) (98) oder, und dies ist der häufigste Fall, in Sekretzellen sich vorfinden (Schmincke) (199), (Gurwitsch 79), die ständig ihren Druck ändern und deren Plasma in verschiedenen Viscositätsstadien des Zusammenhalts bedarf. Am klarsten erscheint diese Auffassung bei Betrachtung der Gurwitschschen Fig. 10 (78), wo eine Drüsenzelle aus dem Lumbricusdarm faßförmig angeschwollen ist, die umliegenden Flimmerzellen konkav zusammengedrückt hat und selbst infolge ihres Innendruckes von einer kreisrunden, wie ein Faßreif auf ihrer Oberfläche lagernden Schlußleiste zusammengehalten wird. Wo lauter secernierende Zellen nebeneinanderliegen, kann das Zusammenfließen nur durch starke Oberflächenleisten verhindert werden.

c) Zellsaum.

An der Typhlosoliszelle (Fig. 1, 2, 3), der Kiemenzelle (Fig. 7) und (im Gegensatz zu Heidenhain) (92) auch an der Lebergangzelle (Fig. 8), nicht aber an den ganz langen Typhlosoliszellen in der Nähe des Kristallstabansatzes, fand ich eine die Zellen bedeckende, vom eigentlichen Plasma scharf abgesetzte Schicht, eine Cuticula, im Sinne F. E. Schulzes (205). Ich nenne sie einfach Zellsaum. Dieser tritt erst bei Zellen mit konstanter Eigenform auf, er dient zur Festigung, wie Kölsch (134), Pütter (189) und andre gezeigt haben. Strukturen wurden in ihm nicht beobachtet [entgegen Schneiders und Jijimas Angabe von Körnelungen (201) und (117)], durch Druck wird er verflüssigt, wie Kölsch an Ciliaten und ich an *Anodonta* beobachten konnten, beim Zerfließen treten nach Kölsch (134) an bestimmten Stellen Gerinnungen auf. Drückte ich die Zellen leicht, so trat unmittelbar nach Verflüssigung des Saumes das Plasma in Form einer Quellkuppe aus. (Fig. 9 und C); ließ ich Wärme einwirken, so kugelte sich, nachdem der Zellsaum verflüssigt und die Zelle aus dem Verband gelöst war, die Zelle nach dem für Flüssigkeiten geltenden Kapillaritätsgesetz ab (Fig. 10*a*), beides, wie ich glaube, Beweise für die festigende und schützende Wirkung des flüssigeren Innenplasmas durch den mehr gelatinösen Zellsaum. Hier nur dies, da eine nähere Beschreibung beider Versuche an andrer Stelle gegeben werden soll. Rein histologisch betrachtet, fassen die Forscher den Zusammenhang des Zellsaumes mit den Cilien, den schon Valentin (226) als »abschließende trommelfellartige obere Wand« an Flimmerzellen auffand, verschieden auf. Engelmann (45), Kölliker (132) und Bütschli (27) lassen die Cilien in den Zellsaum übergehen. Eichhorst (245), Studnicka (224), Sochaczewer (211), Jijima (117), Hatschek (246), Lang (141) und Apathy (5) stellen es so dar, als ob die Cilien den Saum durchbohrten. Hat Bütschli (27) für die Infusorien den Beweis des Zusammenhangs schon dadurch gebracht, daß er zeigte, daß bei abgehobener »Pellicula« zugleich die Cilien mit angehoben werden und sprechen, wie ich glaube, später zu erörternde, entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Gründe für seine Auffassung, so muß ich ganz besonders gegen Apathy an andrer Stelle Stellung nehmen. Hier

Fig. C.

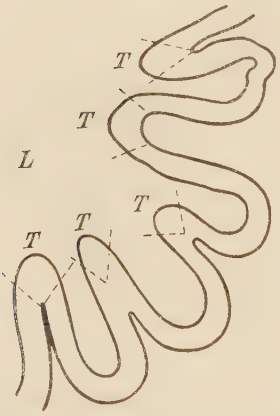
Quellkuppe im Leben mit Achsenfäden.

nur so viel, daß seine Goldchloridmethode besonders ungünstig zur Darstellung solcher Verhältnisse ist. Was Studnicka (223) betrifft, der die Cuticula von *Petromyzon*-Zellen »ganz deutlich perforiert sieht«, wobei die Poren zum Austritt der Cilien dienen, doch wie es scheint, viel größer sind, »als es zu diesem Zwecke nötig ist«, so scheint es sich hier mehr um einen Stäbchensaum als einen durchbohrten Saum zu handeln.

d) „Diplosomen" und „Trophospongien".

Ich möchte noch zweier, in Flimmerzellen selten aufgefundener Gebilde gedenken, ich meine, ohne hier irgendwie schon eine Deutung zu versuchen, die »Diplosomen« und die »Trophospongien«. Über erstere besitzen wir Angaben von Henry (103). (Nebenhodenflimmerzellen der weißen Ratte), Holmgren (113) (Nebenhodenflimmerzellen der weißen Maus), Fischel (52) (Ösophagusflimmerzellen der Salamanderlarve), Eismond (43) (Ösophagus von Urodelenlarven), Studnicka (222) (Salamanderlarve: besonders Zungenepithel, *Petromyzon*: obere Partie der Kiemenhöhle, Thyreoidea und Darmkanal) und Wallengren (236) (Kiemenzellen von *Anodonta*). Ich fand »Diplosomen« in Flimmerzellen der *Anodonta*-Kiemen (Fig. 7), denen der *Anodonta*-Typhlosolis (Fig. 1, 11 und 12) und der Ductuli efferentes des Meerschweinchens (Fig. 5 und 6). »Trophospongien« stellte Holmgren (112 und 113) in den Lebergängen von *Helix* und Bergen (17) in der Trachealschleimhaut von Igel, Katze und Mensch dar. Ich beobachtete »Trophospongien« gleichfalls in den Lebergängen von *Helix pomatia* (Fig. D und 13—16). Ferner möchte ich die Befunde von Arnold (7) am Wimperepithel des Froschrachens und von Fuchs (66) an dem des Nebenhodens der Maus in diesem Sinne entgegen der Auffassung der beiden Verfasser deuten. Die Begründung meiner Vermutung sowie die nähere Auseinandersetzung über beide Gebilde läßt sich in diesem rein beschreibenden Teil nicht geben; sie sollen beide im Zusammenhang mit der Physiologie der Zelle besprochen werden.

Fig. D.



Helix. Lebergang. Schema. *L* = Lumen. *T* = Zellen mit Trophospongien.

e) Anhang.

Anhangsweise mögen noch folgende Beobachtungen an der Typhlosoliszelle hier erwähnt werden: An Fremdbestandteilen finden sich in ihr häufig Nahrungsballen, die sich selbst bei Hungerkulturen oft monatelang erhalten. Ferner können in die Zellen Wanderzellen mit lappigen Kernen eindringen, genau wie sie Carazzi (29) im Darm und in den Kiemen von *Ostrea* darstellte. Diese erzeugen bisweilen um sich einen hellen Hof im Plasma. Geht die Zelle zugrunde, so geschieht dies unter den typischen Erscheinungen des »körnigen Zerfalls«; desgleichen erfolgen die Kerndegenerationen genau in der Art, wie sie Brasil (22) aus dem Polychätendarm geschildert hat.

Nach dem kann zur Darstellung des Wimperapparates geschritten werden.

cc) Flimmerapparat.

a) Cilien.

Unter Cilien verstand man früher meist einfachere schwingende Zellanhänge. Ich will mich hier auf eine rein anatomische Beschreibung der neueren Darstellungen beschränken; die Physiologie und Entwicklungsgeschichte soll an andrer Stelle berücksichtigt werden. Im einfachsten Fall sind Cilien schwingende Härchen von homogenem Aussehen. Die Cilien wurden nach dem Vorgange Engelmanns (47) bis in die allerneueste Zeit stets als doppelbrechend betrachtet. Dem ist jetzt Vlès (233) auf Grund seiner Beobachtungen an den Kiemen der Miesmuschel entgegengetreten, ohne selbst eine ganz bestimmte Ansicht zu äußern. Er sagt: »Si donc on peut parler à juste titre de biréfringence musculaire, il faut être très réservé au sujet de la biréfringence des cils, dont tout semble contredire l'existence et qui pourrait bien n'être qu'une dépolarisation partielle par réfraction ou réflexion«. Eingehender haben diese Ansicht Mackinnon und Vlès begründet (155). Ihre Zusammenfassung lautet:

Doppelbrechung	Muskelfibrillen Protozoenmyoneme
Doppelpolarisation	Cilien der Epithelien » » Protozoen » » Ctenophoren Spermatozoenschwänze Leib und undulierende Membran von *Trypanosoma balbianii.*

Die meist gleich dicke Cilie kann an ihrer Ansatzstelle eine Verdickung haben, die Engelmann (47) als Bulbus bezeichnet und von der er sagt: Der auf die Zwischenglieder folgende Teil der Wimper ist in vielen Fällen, besonders nach Einwirkung von chromsauren Salzen auch wohl $^1/_3$ Alkohol und ähnlich wirkenden Agentien (konz. Borsäure, konz. Salicylsäure, Müllerscher Flüssigkeit), in einer Länge von meist etwa 0,5 μ spindelförmig bis kugelig verdickt, auch etwas stärker lichtbrechend. Er mag als Bulbus vom Schaft der Cilie unterschieden werden. Er ist positiv doppelbrechend und verhält sich auch sonst wie die Wimperschäfte, in die er kontinuierlich übergeht (l. c. S. 517). Der Querschnitt der folgenden Cilie ist, wie dies besonders Plenge (178) nach seinen Beobachtungnn an Mycetozoenschwärmern schildert, bald kreisrund, bald oval. »Im allgemeinen ...« fand er »die Geißel immer gleichmäßig gefärbt mit fast parallel verlaufenden Seitenlinien, gegen das Ende zu sich ganz allmählich ein klein wenig verdünnend«. Solch allmähliche Zuspitzung hat Künstler (139) an Flagellatengeißeln und Fischer (53) an *Euglena viridis* und *Polytoma Uvella*, welch letzterer sogen. Peitschengeißel »in einen sehr feinen, langen Faden ausläuft«, beobachtet.

Ein plötzliches Dünnerwerden sah Seligo (208) an der hinteren Geißel von *Cercomonas longicauda*. (»Oft sieht man etwa in der Mitte dieses Schwanzes einen kleinen Absatz, von dem ab der Schwanz in eine lange, feine Spitze ausläuft«). Löffler (152) endlich gibt eine Beschreibung der Wimper eines nicht näher bestimmten Infusors, die lautet: »Die Wimpern haben nach ihrem freien Ende zu einen deutlichen Absatz, bis zu diesem ist die Wimper nahezu gleichmäßig, dann wird sie plötzlich außerordentlich fein, um in einem kleinen Knöpfchen zu endigen ..... Die eigentümliche Struktur der Wimpern scheint mir die Erklärung zu gestatten, daß die dickeren, bisher allein gesehenen Wimperhaare eine Scheide darstellen, aus welcher feine protoplasmatische Fortsätze hervorragen, welche die knopfförmigen Endanschwellungen zeigen und darnach wohl als Tastorgan anzusehen sind«. Nach Goldschmidt (73) konnten ferner in neuester Zeit noch Bütschli (246), Prowazek (186), Hamburger (84) und Schuberg (204) solch differenzierte Endstücke der Geißeln nachweisen. — Seitliche Anhänge an den Geißeln fand ferner mit Hilfe der Löfflerschen Geißelbeize Löffler (152), der uns davon Mikrophotographien gibt, und Fischer (53) auf. Es ist allerdings eine weit verbreitete Überzeugung, daß es sich in beiden Fällen um Kunstprodukte handelt. — Zu den inneren Geißelstrukturen

übergehend, fällt vor allem auf, daß schon ältere Autoren hier die kompliziertesten Formen gesehen zu haben glauben. Wenn aber Stuart (219) angibt, am »Cirrenvelum« von *Aplysia virescens* eine »Reihe enganliegender Muskelfibern«, die aus viereckigen Muskelteilchen bestehen, beobachtet zu haben, so sieht schon die beigegebene Figur so unwahrscheinlich aus, daß es keiner weiteren Worte bedarf. Hensen (104), der zwar an epithelialen Flimmerzellen von *Pecten jacobaeus* ebenfalls »rechteckige Muskelelemente auffallend klar« in den Cilien gesehen haben will, sagt selbst, daß darauf kaum Gewicht zu legen ist, da er seine Präparate mit chromsaurem Kali gehärtet habe; es handelt sich auch wohl nur um eine einfache Schrumpfung. Auch Simroths (210) Angabe, daß Haken, Griffel und Borsten der Infusorien aus innerer Protoplasmafüllung und einer sich darüber stülpenden cuticularen Haube bestehen — er gibt eine solche Abbildung von den Peristomwimpern von *Stentor coeruleus* — kann füglich übergangen werden. Tönniges (zitiert nach Maier (156) gibt an, daß er Strukturen in *Opalina*-Cilien gesehen habe, wogegen sich jedoch Maier (156) wendet, und Künstler (139) gibt eine Querstreifung wie bei Muskelfibrillen bei folgenden Flagellaten an: *Cryptomonas ovata*, *Chilomonas paramaecium*, *Euglena oxyurus*, *Phacus pleuronectes*, *Trachelomonas hispida*, *Entosiphon sulcatum*, *Chlamydomonas pulviculus* und *Astaria costata*. Die beigegebenen Bilder ähneln aber sehr denen von schrumpfenden Geißeln. Es blieben also höchstens die Darstellungen Plenges (178) übrig, der an den Geißeln von Mycetozoenschwärmern abwechselnd hellere und dunklere Stellen beschreibt. Echte Querstreifung scheint also nur bei dem Tentakel von *Noctiluca* vorzukommen, wenn man dieses Gebilde überhaupt zu den Geißeln rechnen darf. Anders ist es mit dem Achsenfaden der Geißel, den verschiedene Forscher beschreiben. Zwar hat sich Fischer (53), der auch seine Befunde von Körnchenreihen an den Geißeln von *Polytoma Uvella* und *Bodo sp.* für Kunstprodukte erklärt, über den Achsenfaden skeptisch ausgesprochen, indem er glaubt, daß nach Anwendung der Löfflerschen Beize mit darauffolgender Färbung ein Achsenfaden nur dadurch zustande komme, daß zwar die äußeren Schichten der Geißel schon verquollen, die inneren dies dagegen nicht sind, letztere also leichter die Farbe aufnehmen und somit einen Achsenfaden vortäuschen müssen. Fischers Einwand erledigt sich aber heute dadurch, daß auch ohne Beize der Achsenfaden zur Darstellung gebracht wurde. Am eingehendsten hat diese Fälle Plenge (178) behandelt, und seine

Bilder, besonders das von *Trachelomonas* Fig. E), dessen Geißel deutlich einen Achsenfaden mit seitlich anhängendem protoplasmatischen Flossensaum zeigt, scheinen so überzeugend, daß man kaum seinen Nachsatz begreift: »Nach einigen Bildern könnte man einen Achsenfaden mit seitlichem, bandförmigem Saume annehmen, doch möchte ich mich eines abschließenden Urteils noch enthalten«. Ganz überzeugend ist dagegen die Beobachtung von Awarinzew (8) Fig. F an der *Chilomonas*-Geißel, bei der sowohl im normalen Zustand der Achsenfaden gesehen wurde, als auch bei Zerfall des umgebenden Protoplasmas als eine Art feste Stütze übrig blieb. Soweit die von mir selbst studierte Literatur; bei Goldschmidt (73) findet sich noch folgendes angegeben: .... »Sodann vermochte Bütschli (1902) den Nachweis eines Achsenfadens bei Flagellaten zu erbringen, das gleiche gibt Prowazek (1904) für *Trichomastix lacertae* an und Koltzoff (1906) für Flimmerzellen von Pteropoden«. Ich möchte mich auch darin Goldschmidt (l. c. S. 119) anschließen, daß ich gleichfalls die Befunde von plötzlich abgesetzten dünnsten Cilienendstücken als ein Heraussehen des Achsenfadens deute. Goldschmidts eigene Beobachtung an *Mastigella vitrea* möchte ich später im Zusammenhang mit den Faserwurzeln besprechen.

Fig. E.

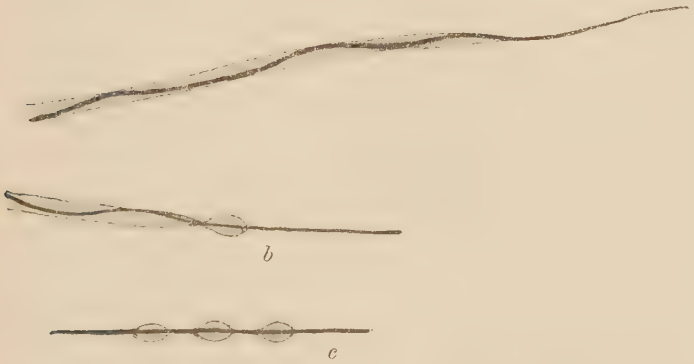
A. Geißel von *Trachelomonas*. *a* Querschnitt. *B.* Teil eines Mycetozoenschwärmers (aus Gurwitsch nach Plenge).

Zu meinen eigenen Versuchen übergehend möchte ich fürs erste einen Pressungsversuch erwähnen, durch den ein sehr feines Fädchen nach Quellung von jedem Basalkörperchen ausgehend, nicht nur in der Länge der ehemaligen Zellsaumbreite, sondern noch etwas weiter im Leben verfolgt werden konnte (Fig. C).

Ferner wurden solche unter dem Mikroskop gepreßte Zellen rasch in Fixierungsflüssigkeit gebracht, und so ergab sich nach der Färbung am geschnittenen Objekt ein merkwürdiges Bild. In der Quellkuppe, die deutlich wabigen Bau zeigte, befanden sich, je von einem Basalkörperchen ausgehend, sehr feine, stark gefärbte, vielfach geschlängelte Fäden, die viel dünner als Cilien

und mit diesen nicht zu verwechseln waren (Fig. 9). Abgesehen nämlich von diesem Dickenunterschied und der Färbung nehmen Cilien selbst stark verletzter Zellen nie solch wirr sich schlängelnde Formen an. Gegen die Täuschung, als ob ich tiefer liegende Cilien für um so feinere Gebilde hielt, schützte die Güte der Mikrometerschraube. Wo solche sich vorfanden, konnten sie leicht von den Fädchen unterschieden werden. In den so dargestellten Fäden, die wohl noch dünner als die Faserwurzeln sind, kann man nichts andres als die Achsenstäbe der Cilien erblicken. Schlugen auch meine das gleiche Phänomen bezwecken-

Fig. F.



Chilomonas paramaecium. Cilie mit Achsenfaden. *b* und *c* nach Quellung. (Nach Awarinzew.)

den Wärmeversuche fehl, so ergab der Zufall das gleiche. Eine unvorsichtige Präparation hatte da und dort eine Zelle zur Quellung gebracht, und manchmal konnten auch hier die feinen Fädchen in der Quellkuppe gesehen werden.

Die Beobachtungen Plenge's von Achsenfäden mit Flossensaum erinnern, wie ich glaube, rein äußerlich an die Trypanosomenverhältnisse. Wenigstens schien mir dies so beim Vergleich mit den Schilderungen von Schaudinn (197), Prowazek (187), Keysselitz (127), Minchin (168) und Franca (60). Hierher gehören wohl auch die fusiformen Spermatozoiden von *Stylorhynchus*, wie sie Léger (147) geschildert hat. Daß die Bildung: Achsenfaden mit umgebender undulierender Membran, wiederum den Verhältnissen bei den Spermatozoen entspreche, darauf hat schon Schaudinn (197) hingewiesen.

Geht man in der rein formalen Betrachtung echter Cilien weiter, so fällt besonders die große Mannigfaltigkeit wimpernder Gebilde bei den Infusorien auf. Im wesentlichen ist sie, wie besonders Maier (156) ausführte, durch verschiedenes Zusammenkleben verschiedener Cilien entstanden. Entz (49) schildert einen Übergang von mehreren Wimpern in flach gedrückte Membranellen an der adoralen Wimperspirale von *Tintinnidium fluviatile*, indem hier die Membranellen an ihrem Proximalende in sehr feine Wimperfibrillen zerfasert sind, welche zweiseitig abstehen und den Wimpern »das zierliche Aussehen einer Reiherfeder verleihen«. Johnson (123) ferner sagt von den Tastborsten von *Stentor coeruleus* und *roeselii*, daß sie häufig als Cilien bewegt werden, um plötzlich wieder starr zu Borsten zu werden. Auch die Entwicklung der Borsten, die Wallengren (235) geschildert hat, spricht für eine Zusammensetzung aus Cilien. Von den Randborsten von *Stylonychia mytilus* sagt er, daß sie sich als eine Reihe sehr nahe aneinandersitzender cilienähnlicher Gebilde anlegen, die schon beim ersten Hervortreten lebhaft schwingende Bewegungen haben. Ähnliches sah er an *Gastrostyla sterkii* und den Rückenborsten von *Uronychia*, welch letztere erst, wenn sie ihre definitive Länge beinahe erreicht haben, steif und starr werden. Maier (156) schließt daraus, daß wir in Tastborsten, weil sie Basalkörperchen besitzen, »umgewandelte Cilien erblicken müssen, die ihre aktive Bewegung vollständig eingebüßt haben und nun als starre Borsten in den Dienst der Tastfunktion eingetreten sind«. So sehr bei den Protozoen Sinnesorganellen und Bewegungsorganellen ineinander übergehen — es mag hier nur an die bekannten Fälle der Infusoriengeißeln erinnert werden, welche bald rythmisch schlagen, bald vorsichtig sondieren —, so scharf müssen wir bei den Metazoen zwischen beiden Formen unterscheiden, da hier die Sinnesorganellen ganz in den Dienst der nervösen Reizleitung getreten sind. Auf diesen Unterschied hat schon Flemming (55) an den Molluskenepithelien aufmerksam gemacht, wo er sogen. Pinselzellen mit starren glatten Härchen, die Sinneszellen sind, von den eigentlichen Flimmerzellen unterscheidet. Die größte Ähnlichkeit mit Flimmerzellen, wenn auch wohl gleichfalls von ihnen zu trennen, haben die Haarzellen aus der Crista acustica und der Haut des Lachsembryos, welche Fürst (67) also beschreibt: »Die sogenannten Haarzellen besitzen einen Speer oder das Haar, welches aus zusammengeschlossenen Cilien besteht, eine Basalscheibe, die aus durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten runden Körperchen gebildet scheint,

und einen Conus oder Kegel, der nach unten in der Zelle sich fortsetzt und von Eisenhämatoxylin auch stark gefärbt wird. Das Ganze — das Haar, die Scheibe und der Conus — bildet durch seine Begrenzung und Farbe ein zusammenhängendes Organ in der Zelle, den Haarapparat. Der Haarapparat ist wahrscheinlich das Empfindungsorgan der Haarzelle«.

Wie die Tastborsten der Infusorien, so leitet Maier (156) auch die undulierende Membran von Cilien ab. Nach ihm ist sie bei *Stylonychia* aus einzelnen verklebten Cilien zusammengesetzt, von denen jede ein Basalkörperchen hat. Bei *Carchesium* und *Vorticella* besteht sie aus drei Reihen verklebter Cilien, da hier drei Reihen von Basalkörpern vorkommen, bei *Glaucoma* und *Paramaecium* aus noch viel mehr. Bei der undulierenden Membran von *Condylostoma* hat Bovard gleichfalls eine Reihe von Basalkörpern aufgefunden (20).

Von den Membranellen ferner sagt Maier: »An der Basis der Membranellen finden wir stets einen Basalsaum. Interessant ist es nun, daß dieser sich allgemein aus zwei Reihen von Basalkörpern zusammengesetzt zeigt«. Membranellen bestehen also nach seiner Ansicht aus zwei Reihen verklebter Cilien. Diese sitzen, wie er an *Nycotherus* zeigte, ectoplasmatischen Verdickungen, dem sogenannten Basalwulst, auf.

An den Membranellen der adoralen Wimperspirale von *Stentor coeruleus* konnte ich selbst beobachten, daß nachdem dem Wasser eine Kirschgummilösung zugesetzt worden war, an einer Stelle plötzlich eine Membranelle sich in langsam durcheinanderschwingende Cilien auflöste.

Auch die Membranulae, wie sie sich am hinteren Wimperkranz von *Carchesium* und *Vorticella* finden, bestehen nach Maier l. c. aus einer Reihe miteinander verklebter Cilien, die ebensovielen Basalkörpern entsprechen.

Am Fuße der Cirren befinden sich gleichfalls, wie dies Maier an *Stylonychia histrio* beobachtete, zahlreiche Basalkörper, die aber hier in der Form einer Platte angeordnet sind und die auf ebensoviel verschmolzene Cilien deuten. Auch hier schildert Bovard l. c. Basalkörperchen.

Vergleiche seiner Befunde mit denen an Metazoen zieht Maier, indem er Cirren mit den verklebten Fortsätzen der Geißelzellen aus dem Gehörgang von *Petromyzon*, wie sie Studnicka (223 S. 15, Fig. 19) beschrieb, homologisiert und neben die Membranellen, insbesondere

die vom *Stentor*-Typus, die Fortsätze der sogenannten Eckzellen der *Anodonta*-Kieme stellt.

Ähnlichkeit mit den Protozoenstrukturen scheinen mir ferner Brasils (22) (Fig. 37, 47) Schilderungen der Mitteldarmzellen von *Lagis koreni*, einem Amphicteniden, zu haben, wo aus einer übereinanderstehenden Doppelreihe von Basalkörpern ein Flimmerpinsel entspringt. Als typische verklebte Cilien betrachtet Gast (68) die Wimperflammen. Am *Rotator Apsilus vorax* sah er, daß diese aus 5—6 nebeneinanderliegenden verschmolzenen Cilien bestehen, die von ebensoviel gleichfalls verschmolzenen Basalkörpern getragen werden. Auch Engelmanns (48) Schilderung der Kiemeneckzellen von *Cyclas cornea*, bei denen aus zwei Längsreihen von Basalkörpern so die Cilien entspringen, daß stets auf nebeneinanderliegenden Körnern zwei Schäfte entspringen, die sich nach kurzer Zeit zu einer einheitlichen Cilie vereinigen, scheint hierher zu gehören. Verklebte Cilien beobachtete ferner N. Holmgren (116) an der Mundschildcuticula von *Chaetoderma nitidulum*. Die Cilien ganzer Zellreihen sind außer dem bekannten Beispiel der Ctenophorenruderplättchen auch nach Gaules (69) Darstellungen (entgegen Claparède, der den ganzen Fortsatz für eine einzige Cilie hält), bei den Kiemen von *Aricia foetida* verklebt.

b) Basalkörper.

Wenn wir die sogen. Basalkörperchen betrachten, so kann man wohl sagen, daß sie allen echten Flimmerzellen eigen sind. Ihre Ubiquität bei Infusorien, wo sie am schwersten auffindbar waren, hat N. Maier (156) und Johnson (123) dargelegt, und wenn man auch dieselben noch nicht in den pendelnden Pseudopodien und übrigen Cilienübergängen beobachtet hat, so kann doch der Satz gelten, daß sie den eigentlichen Cilien nie fehlen. Freilich ist ihre Darstellung oft nur mit der trügerischen E. H.-Methode möglich, und dieser Umstand hat Fischer (54) veranlaßt, ihre Existenz überhaupt in Abrede zu stellen. Hätte Fischer Kenntnis von der Arbeit Frenzels (66) gehabt, der alle seine Untersuchungen am Lebenden machte und der diese Verhältnisse bisher am genauesten darstellte, so wäre ihm das nicht vorgekommen.

Ich gebe hier ein Schema nach Frenzel (62) (Fig. G). Man ersieht daraus, zu welcher Kompliziertheit sich diese Gebilde erheben können, ein Umstand, den auch Samassa abbildet. Umgekehrt können bei reihenförmiger Anordnung einer einzigen Schicht die

Körperchen »der nämlichen Reihe durch einen .... stärker färbbaren Streifen untereinander verbunden sein (HEIDENHAIN an *Helix* [92]) oder gar alle zu einem einheitlichen Basalsaum verschmolzen sein (adorale Wimperzone von *Bursaria truncatella* nach N. MAIER [156]). Die Verteilung der gesonderten Körperchen findet entweder in Längsreihen (ENGELMANN an *Cyclas cornea*, Eckzellen der Kiemen [48]) oder Schrägreihen (45 %) (ENGELMANN an *Anodonta*, *Cyclas*, *Cardium*, *Unio*, *Mytilus*, *Ostrea* und HEIDENHAIN an *Helix* [92]) statt. Über letztere Anordnung sagt ENGELMANN l. c. S. 515: «Die physiologische Bedeutung der schrägen Anordnung der Cilien« (also auch der Basalkörper; s. später! ego) »liegt wohl in den mechanischen Vorteilen, welche sie gewährt. Einmal muß diese Anordnung gleichsam wie eine Vergrößerung der Ruderfläche wirken; dann hat jede einzelne Wimper, da sie in die Lücke zwischen ihren beiden Vorder- bezüglich Hintermännern hineinschwingt, größeren Spielraum für ihre Bewegungen als bei Anordnung in den Schwingungsebenen parallele Reihen«. Und über ihre Natur sagt derselbe Forscher (l. c. S. 516): »Die Fußstücke« (Basalkörperchen) sind stark, und zwar einfach lichtbrechend, die Cilien dagegen positiv doppelbrechend. Die Molekularstruktur der Fußstücke ist also eine andere. Sie sind resistenter gegen Reagentien und werden meist stärker gefärbt als die Cilien und das Körperprotoplasma. Nach konz. Borsäure färben sie stärker: Wässerige Lösung von Anilinblau, Indulin, Karmin, Pikrokarmin, Methylgrün; gleichstark färben sich beide Elemente in wässeriger Fuchsinlösung; die Wimpern stärker als die Basalkörper in Eosin.

Fig. G.

Basalkörperchenschema (nach FRENZEL).

Zu meinen eigenen Beobachtungen übergehend möchte ich vorausschicken, daß zur Darstellung der Basalkörperchen und überhaupt intracellulären Cilienfortsätzen vor allem E. H. und Goldchlorid diente, daneben die Färbung nach WEIGERT — HEIDENHAIN — VAN GIESON, Boraxkarmin und DELAFIELDSches Hämatoxylin. Auch hier zeigte sich ein Gegensatz zwischen den Cilien und dem Zellsaum einerseits, den basalen Strukturen andrerseits. Erstere beide nahmen die Plasmafarben, letztere die Strukturfarben, z. B. Hämatoxylin auf. Mit diesen Färbungen fand ich die Basalkörper an den saumlosen

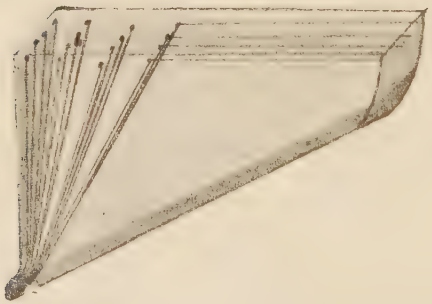
Typhlosoliszellen etwas unterhalb der Zelloberfläche, an den saumtragenden (Fig. 11), den Lebergangszellen (Fig. 8) und den Kiemenzellen (Fig. 7) unterhalb des Saumes demselben anliegen, wie dies für letzteres Objekt schon WALLENGREN (236) gezeigt hatte. Sie erwiesen sich als längsovale Körperchen.

Eine dritte Reihe von Basalkörpern, wie dies SCHNEIDER (201) für die Typhlosoliszelle angibt, konnte nie gefunden werden. Wohl aber umgibt hier eine stark sich färbende Masse die Faserwurzeln etwas unterhalb der eigentlichen Basalkörper (Fig. 11). Am ehesten erscheint dieselbe noch als eine Art Netz, doch ist es recht fraglich, ob wir sie als »Mitochondria« ansprechen dürfen. Mit Bestimmtheit enthält sie keine basalkörperähnlichen Gebilde.

c) Basalkörperfasern.

Da ich die Bedeutung und Genese der Basalkörperchen und ihr Vorkommen in nicht flimmernden Zellen an andrer Stelle besprechen will, möchte ich hier nur noch KUPELWIESERS (140), soviel ich weiß, einzig dastehende Beobachtung der von ihm so genannten Basalkörperchenfasern an den Zellen der Corona der *Cyphonautes*-Larve wiedergeben. Ihre Lage erläutert folgendes, obiger Arbeit entnommene Schema: (Fig. H). Über ihre Bedeutung schreibt KUPELWIESER: »In den Basalkörperfasern, die immer starr und bisweilen sanft gebogen den unverhältnismäßig langgestreckten toten Raum durchziehen, sehe ich ein elastisches Gerüstwerk, das die Zelle in ihrer langgestreckten Form erhalten soll. Und diese Form ist äußerst wichtig. Denn nur dadurch kann der in dieser Richtung erfolgende Wimperschlag von den anschließenden Sinneszellen ferngehalten werden, die sonst durch ihn beeinträchtigt würden. Das Material dieser Fasern, oder besser Leistchen, erinnert so frappant an das der Basalkörper, daß man einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden vermuten möchte; vielleicht stellen sie sekundär miteinander ver-

Fig. H.



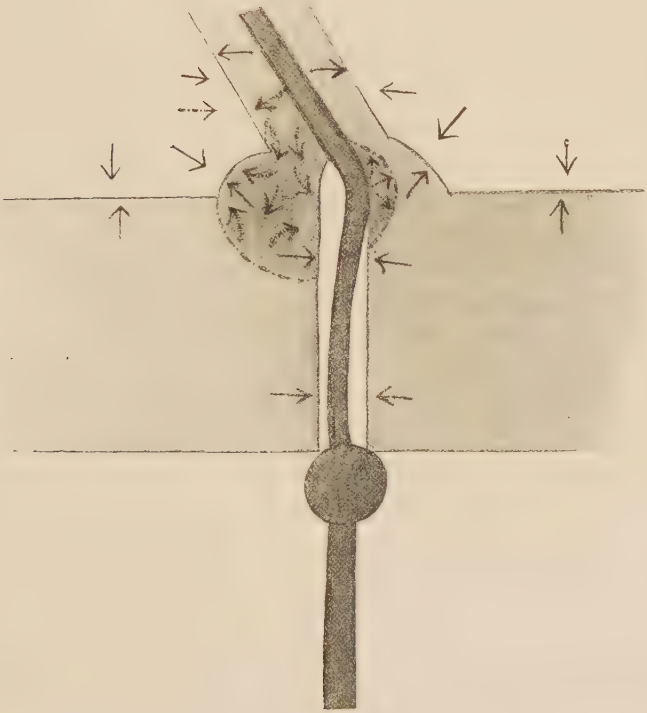
Wimperzelle des Velums von *Cyphonautes* (Larve). Schema. Die Cilien sind weggelassen. (Nach KUPELWIESER.)

schmolzene Basalkörper dar, nach Art der häufig vorkommenden Plättchen und Leistchen, denen nur der Cilienbesatz verloren gegangen ist«.

d) **Zwischenstücke.**

Hat die Zelle keinen eigentlichen Zellsaum, so ist die Verbindung: Cilie — Basalkörperchen eine direkte, im andern Fall ziehen

Fig. J.



Schema der Cilienbewegung in der *Anodonta*-Typhlosoliszelle.
↑ Die in Ruhe wirkenden Druckkräfte.
↟ Die während der Linksbewegung wirkenden Druckkräfte.
—·— Ungefährer Übergang des oberen Basalkörperchens in das umgebende Plasma.

von den Basalkörpern zu den Cilien, wie schon ENGELMANN (48) entdeckte, sogen. Zwischenstücke. Er fand, daß sie erheblich schwächer lichtbrechend sind als die Wimpersubstanz und sagt weiterhin: (l. c. S. 517) »Bei genauer Profileinstellung kann ... die Wimperschicht von einer Schicht der Fußstücke durch einen hellen Saum getrennt erscheinen, welcher nur sehr zarte, in der Fortsetzung der

Cilien gelegene Streifen erkennen läßt. Die Zwischenglieder scheinen einfachbrechend zu sein .... Jedenfalls sind sie sehr viel weicher, zerstörbarer als einerseits die Wimpern, andrerseits die Fußstücke«. Er gibt weiterhin an, daß hier die Wimpern am leichtesten durchbrechen. Wohl alle Forscher mit einziger Ausnahme Apathys (5) und Metalnikoffs (162) haben sich der Auffassung angeschlossen, daß eine solche Verbindung zwischen Wimpern und Basalkörpern bestehe, und da Apathys Darstellung an andrer Stelle besprochen werden soll, will ich hier gleich meine eigenen Beobachtungen schildern. Am lebenden Objekt konnte ein feines, von Basalkörperchen nach oben ziehendes Fädchen nur durch Pressung dargestellt werden, wobei der Zellsaum und die Cilien zusammen in eine einzige Quellkuppe zusammenflossen (Fig. C). Anders am fixierten und gefärbten Material. Schon eine mittelmäßige, mit den oben angegebenen Methoden unternommene Färbung zeigte an, daß jede Cilie gerade da auf dem Zellsaume endigte, wo darunter ein Basalkörperchen sich befand. Besser gelungene Färbungen zeigten aber mit vollständiger Sicherheit die Kontinuität: Cilie — Zwischenglied — Basalkörperchen, am schwersten noch bei Apathys Goldchloridmethode (Fig. 1), da sich hier Cilie und Zellsaum merkwürdig gleichmäßig färben und das Zwischenglied kaum differenziert werden konnte, am besten dagegen bei 1 μ dicken formolfixierten E. H.-Schnitten (Fig. 17). Bei dieser Dünne ist nur eine einzige Reihe Basalkörper getroffen, Trugbilder sind also ausgeschlossen, und die Schärfe des Bildes ist so groß, daß sie 2250-fache Vergrößerung zuläßt. Den feineren Bau der Verbindung zeigen die Abbildungen 1 und 11. Hier sieht man von jedem Körper einen Faden kaum von der Dicke, doch der Färbbarkeit des später zu besprechenden Basalfadens ausgehen. Von letzterem unterscheidet er sich nur dadurch, daß er sich nicht so scharf vom Plasma abhebt, sondern daß eine gegen ihn an Färbbarkeit etwas zunehmende Schicht des Zellsaumes ihn umgibt. Diese Schicht ist nicht etwa eine durch Streuung des starken Oculars hervorgerufene Täuschung, sondern ein vom eigentlichen Faden gesondertes Gebilde. Der Faden zieht je zu einer ihn an Dicke mindestens um das Doppelte übertreffenden Cilie, um dort plötzlich unsichtbar zu werden. Genau an dieser Stelle des Zusammentreffens des äußersten Zellhäutchens, der Cilie und des Zwischenstücks erweitert sich die das Fädchen umgebende stärker färbbare Schicht zu einem größeren Kügelchen. Dieses schon im Leben an der Basis

jeder Cilie sichtbare Gebilde ist kein festes Körperchen, sondern bildet nur, wie schon der allmähliche Übergang in den Zellsaum zeigt, eine Verdickung desselben (Fig. J). Es handelt sich hier also nicht um eine zweite Basalkörperreihe. Bewiesen wird dies weiterhin noch dadurch, daß bei Verflüssigung des Zellsaumes durch Druck dieses Gebilde verschwindet. Die Festigkeit des Zwischenstücks ist, wie schon ENGELMANN erkannte, sehr gering. Ich fand bei unvorsichtiger Präparation die Cilien stets über dem Basalkörperchen herausgerissen, desgleichen riß eine mangelhafte Stelle des Messers immer über ihm den Wimperapparat durch. An Deutlichkeit gewann die Verbindung Cilie — Basalkörperchen noch in den Fällen, in denen entweder eine einzelne Cilie seitlich aus dem Verbande mit ihren Verbindungen herausgerissen oder eine einzelne Zelle durch Druck kuppenförmig aufgetrieben war — dies geschah entweder künstlich oder durch Druck mit dem Deckglas oder natürlich dadurch, daß zwei Mitosen eine ruhende Zelle einschlossen, oder daß die ganze Zellreihe eine fächerförmige Anordnung hatte, so daß die oberen Teile derselben erweitert und somit die Basalkörper auseinander gerückt waren (Fig. 17).

e) Faserwurzeln.

Eine weitere, zahlreichen Flimmerzellen eigene Struktur ist die der sogenannten Faserwurzeln. Wir können sie vielleicht definieren als von der Zelloberfläche nach dem Zellinnern ziehende, feste, meist faserige Gebilde. Da ich ihnen mein Hauptaugenmerk widmen möchte, so sei hier zur Übersicht eine Tabelle vorausgeschickt, die die von mir in der Literatur gefundenen Berichte über ihr Vorkommen in echten Flimmerzellen zusammenfaßt. Ich möchte aber vorerst hier noch Sonderfälle, wie den sogen. Centralgeißelapparat, ferner die Geißelzellen und Schwärmsporen, bei denen eine Verbindung des Fadens mit dem Kern vorhanden ist, weglassen.

Aus der großen Anzahl von Werken, in denen die Struktur der Faserwurzeln besprochen ist, möchte ich nur besonders deutliche Schilderungen auswählen, um die verschiedenen Ansichten, beginnend von den Faserwurzeln im engeren Sinne bis zu den bandförmigen Differenzierungen an der Hand der Literatur fortschreitend zu schildern. Über die Natur dieser Fasern sagt ENGELMANN (47), daß sie doppelbrechend wie positiv einachsige Elemente sind, deren optische Achse mit ihrer Längsachse zusammenfällt, wobei die Doppelbrechung in der Regel schwächer als die von Muskelfibrillen ist. ENGELMANN

Tabelle I.

Vorkommen von Faserwurzeln.

1. Protozoen.

a) Amöben.

Mastigella vitrea .	Vorderende	Geißel mit einer Wurzel	Goldschmidt (73)

b) Infusorien.

Stentor	Membranellen	Basallamelle ohne Basalkörper	Schuberg (203)
»	»	Basallamelle mit Basalkörpern. Endfaden und Basalfibrille	Maier (156)
Stylonychia . . .	»Wimperbündel«	je eine Fibrille	Engelmann (48)
Stylonychia mytilus	Cirre	—	Maupas (158)
» »	»	—	Schuberg (203)
Stylonychia histrio	»	Basalkörperchenplatte. Eine einzige Faserwurzel	Maier (156)
» »	Membranelle	Basalsaum mit Basalfaser	» (156)
Condylostoma . .	»	Basalkörper, Basalwulst, Endfaden	Bovard (20)
Urostyla grandis	Cirren	—	Schuberg (203)
Euplotes	»	—	Maupas (158)
Ophryoscolex caudatus	(Infusor.)	—	Günther

Metazoen.

2. Coelenteraten.

a) Ctenophoren.

Beroë	Polsterzelle	—	Samassa (zit. n. Schneider 202)

3. Würmer.

a) Turbellarien.

Planocera folium .	Deckzelle	Faserwurzeln, die sich nicht vereinigen	Schneider K. C. (202)

b) Anneliden.

Polygordius lacteus Larve	a) Prototroch.	Faserige Wurzeln	Wolterek (241)
Polygordius lacteus Larve	b) Metatroch.	Leistenförmige Wurzeln	» »
Polydora ciliata .	Hypodermis	—	Jacobi (120)
	Pharynxfalte	—	» »
	Oesophagus	—	» »
» *quadrilobata* .	Vorderdarmepithel	—	» »
» *ciliata* .	Tentakel	—	» »
Aricia foetida . .	Kiemen	Basalkörper und quergestreifte Faserwurzeln	Gaule (67)
Lagis koreni . .	Oesophagus	Faserige Wurzeln	Brasil (22)
» » . .	Mitteldarm	Form a) konvergierende Fasern	» »
		Form b) divergierende Fasern	» »
		Form c) parallele Fasern	» »
Sipunculus . . .	Urnen	Wurzeln mit Endfaden	Metalnikoff (162)
» . . .	»	Faserwurzeln mit Endfaden	Selensky (207)
Lumbricus . . .	Darm	Faserwurzeln	Joseph (124)
Enchytraeus . . .	Mitteldarm	Parallele Fasern	» »
Sigalion	Seitl. Flimmerpolster d. Haut	Faserwurzeln	» »
»	(Sichelförmig. Forts.)	» mit Endfaden	» »

c) Enteropneusten.

Ptychodera clavigera	—	Faserwurzeln	[(202) Schneider K. C.

d) Tunicaten.

Zusammengesetzte Ascidie . . .	—	Faserwurzeln	Maurice 1888. (z. n. Plenge 178)

4. Mollusken.

a) Amphineuren.

Chaetoderma nitidulum	Mundschild	Faserige Wimperwurzeln	Holmgren N. (116)

b) Lamellibranchier.

Najaden	Mundlappen		Thiele (225)
Muschel	Kiemen		Valentin (226)
»	Darm		Stuart (219)
Cyclas cornea . .	breite kurze Darmzellen	Fasern ohne Endfaden	Engelmann (48)
» » . .	Kiemeneckzellen	» mit Endfaden	» »
» » . .	Mundfühler	» » »	»
» » . .	»	» » »	Marchi (157)
Anodonta	Kiemen	» » »	Eimer (42)
Anodonta cygnea .	Darmkanal	—	Marchi (157)
» » .	Mundfühler	—	» »
Anodonta	Typhlosolis	Faserwurzeln m. Endfaden	Engelmann (48)
»	»	» » »	Heidenhain (92)
»	»	» » »	Ellermann (44)
»	»	» » »	Apathy (5)
»	»	Faserwurzeln	Nussbaum (172)
»	»	Faserwurzeln, Endfaden splittert auf	Schneider (201)
»	Kiemen	Faserwurzeln	Engelmann (48)
»	»	»	Wallengren (236)
Anodonta anatina	»	»	Janssens (248)
Unio	Darm	—	Eberth (39)
»	Typhlosolis	Faserwurzeln mit Endfaden	Apathy (5)
Unio margaritifer	Kiemen	Faserwurzeln	Janssens (248)
Pecten jacobaeus .	—	»	Hensen (104)
» *opercularis*	Kiemenseite des Mantels	»	Patten (173)
» *maximus* .	Kiemen	»	Janssens (248)

c) Gastropoden.

Helix	Lebergänge	Faserwurzeln m. Endfaden	Holmgren (113)
»	»	» » »	Benda (15)
»	»	» » »	Ellermann (44)
» *hortensis* .	»	» » »	Heidenhain (92)

d) Cephalopoden.

Verania sicula . .	Crista statica Köllikers Gang	—	Hamlyn-Harris (85)
Sepia officinalis .	Ureterepithel, Wimpertrichterepithel	Faserwurzeln?	Grobben (75)
Eoliniden . . .	Larven. Velum	—	Stuart (220)

5. Arthropoden.

a) Insekten. Dipteren.

Chironomus-Larve	Chilus-ventrikel	—	Vignon (230)

6. Wirbeltiere.

a) Acranier.

Amphioxus . .	Leber. Eingeißelige Zelle	—	K. C. Schneider (202)

b) Pisces.

Lachs	Riechgruben	Faserwurzeln?	Fürst (67)

c) Amphibien.

Axolotl	Kiemen	—	Eimer (42)
Salamandra mac.	—	Faserwurzeln, die sich nicht vereinigen	K. C. Schneider (202)
Frosch	Nasenschleimhaut	Faserwurzeln?	Engelmann (48)
Rana fullonica . .	Ependym u. Plexus chorioid. ventr. IV.	Faserwurzeln mit Endfaden	Studnicka (224)

d) Säugetiere.

Kaninchen . .	Luftröhrenschleimhaut		Faserwurzeln ohne Endfaden (?)	Engelmann (48)
Homo	Ependym. Fossa rhomboidea	Flimmerzellen	Faserwurzeln m. Endfaden	Studnicka (224)
»	Gallenblase	—	—	Friedreich (63, 64)
»	Nasenschleim	Flimmerzellen	—	Valentin (226)
Homo Embryo .	Ependym. Plexus chorioideus IV.	[katarrhalisch Flimmerzellen	—	Studnicka (224)
Homo erste Lebensalter .	Ependym d. Gehirnventrikel	Flimmerzellen	—	Friedreich (63, 64)
»	Leber pathologisch	[pathologisch Flimmercyste	—	Eberth (41)
»	Hirn pathologisch	»	—	» (40)

fährt fort (l. c. S. 523—524): »Zwar scheint in allen Fällen eiweißartige Substanz den Hauptbestandteil zu bilden. Aber in einem Falle (schleimreiche Zylinderzellen des Muscheldarms) sind die Fasern fast hornartig, in verdünnter Salz- und Essigsäure nur langsam veränderlich, selbst gegen verdünnte Alkalien ziemlich resistent, in andern Fällen (Seitenzellen der Muschelkiemen, Flimmerzellen der Wirbeltiere) von einer Vergänglichkeit und Löslichkeit, welche der nackter Achsenzylinderfibrillen zum wenigsten gleichkommt. Auch gegen Farbstoffe verhalten sie sich sehr ungleich«.

Was den Verlauf der Wurzeln anbelangt, so ist es ein alter Streit, ob sie sich direkt in die Cilien fortsetzen. Engelmann sagt darüber (l. c. S. 524—525): »Jede Wurzel setzt sich direkt an ein Fußstück an und endigt nicht etwa zwischen je zwei Fußstücken. Der Zusammenhang zwischen beiden ist in der Regel fester als einer bloßen Aneinanderlagerung entspricht, löst sich aber unter Einfluß macerierender Flüssigkeiten ziemlich leicht, wenn schon nicht so leicht wie der zwischen den Fußstücken und den Cilien«. Die meisten Forscher nach Engelmann nahmen eine Kontinuität der Gebilde an — die schönste Abbildung hiervon hat wohl Heidenhain (92) von der Lebergangzelle bei *Helix* gegeben —, in neuester Zeit hat aber Gurwitsch (78) (S. 222 und Fig. 27 und 28) und (80) (S. 72 und Fig. 36) eine andre Ansicht geäußert. Querschnitte in der Höhe der Basalkörper ergaben eine Zahl von 200—300, solche durch die Wurzelfasern für diese die Zahl 30—40. »Ein ähnliches Mißverhältnis«, sagt er, »in der Anzahl beider Gebilde ergibt übrigens auch die Betrachtung sehr feiner senkrechter Schnitte durch die Zellen, wenn man dieselben von ihrer breiten Seite betrachtet«, wenn also der Schnitt nicht quer zum Darmverlauf, sondern längs desselben geführt ist.

Die eigenen Beobachtungen nötigen mich, mich der Engelmannschen Auffassung anzuschließen. Schon an gewöhnlichen Schnittpräparaten war die Verbindung Faserwurzel — Basalkörperchen zu erkennen, und zwar sogar besser als die letzterer mit den Cilien. Dies war an allen drei untersuchten Objekten der Fall (Fig. 1, 2, 3, 7, 8, 13, 17, 18). War eine Zelle etwas an ihrer Oberfläche emporgewölbt, so daß die Basalkörperchen mehr auseinandertraten, so konnte dies noch deutlicher wahrgenommen werden (Fig. 17). Künstlich ließ sich das gleiche durch Pressung und dadurch erfolgte Quellung der Zelle erreichen. War ferner bei der Präparation eine Cilie etwas von den übrigen getrennt, oder wurden aus irgend wel-

chem Grund die Wimperwurzeln aus der Zelle gehoben, immer saßen Basalkörperchen ihnen direkt auf und, so häufig eine Ablösung der Cilien von letzteren gesehen wurde, nie konnte eine solche der Faserwurzeln von den Fußstücken beobachtet werden. Die untrüglichsten Bilder bekam ich bei 1 μ dicken Schnitten (Fig. 17), bei denen nur eine einzige Reihe von Faserwuzeln bzw. Basalkörpern getroffen wurde, und bei gewöhnlichen 5 μ dicken, wobei letztere mit Goldchlorid gefärbt wurden, die die Schmalseite der Zelle zeigten. Das gleiche gab sich auch auf solchen Schnitten kund, die die Breitseite erkennen ließen (Fig. 12). Endlich wurde auf verschiedenen Querschnitten, die einmal ein wenig höher, dann ein wenig tiefer die Zelle durchsetzten, an den Stellen, an denen punktförmige Querschnitte als Ausdruck der Cilien, Basalkörper oder Faserwurzeln nahezu die ganze Zelle einnahmen, eine Anzahl von Querschnittspünktchen gezählt, die sich stets zwischen den Zahlen 24 und 28 hielt, was im Gegensatz zu Gurwitschs so verschiedenartigen Zahlen steht. Es wäre diese Nachprüfung wohl überflüsssig gewesen, wenn es nicht gerade das gleiche Objekt gewesen wäre, an dem Forscher wie Gurwitsch und — wovon später die Rede sein soll — Apathy zu so ganz abweichenden Befunden gekommen sind, denn schon der Umstand, daß bei reduzierter Zahl, z. B. bei Geißelzellen, die Zahl der Faserwurzeln entsprechend reduziert und dort die Verbindung mit den Cilien aufs schönste sichtbar ist, zeigt uns, daß beides ineinander übergehende Gebilde sind.

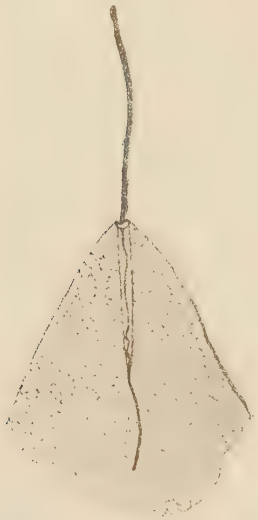
Darüber, daß die Fäden glatte Fasern sind — Apathy (5) sagt, sie erscheinen, »wie mit einer Feder gezogen« —, sind die meisten Forscher einig, nur Gaule (69) sieht sie quergestreift und Benda (15) aus Mitochondrien zusammengesetzt. Letztere Auffassung mag sich wohl auf mit Bendas Fixierung behandelte Objekte beziehen, und ich kann nur auf Grund eigener Beobachtung sagen, daß die stark macerierende Tätigkeit dieser, für solche Zwecke wenigstens, vollkommen ungeeigneten Fixierung tatsächlich die unglaublichsten Trugbilder hervorrufen kann.

Die große Härte der Fasern zeigte sich mir im Leben dadurch, daß sie bisweilen, aus der Zelle einzeln herausgerissen, das Aussehen starrer Bürstenfäden hatten, nie durchrissen, bei vollständiger kugeliger Quellung der Zellen, die durch Wärmeeinwirkung erreicht wurde, doch noch stets ihre geschlossene Form als formgebende Substanzen im Sinne Koltzoffs (135 und 136) beibehielten und vom Messer im fixierten Zustand bisweilen aus dem umgebenden weiche-

ren Plasma herausgerissen wurden. Auch ihre starke Färbbarkeit mit E. H. und Goldchlorid spricht für ihre feste Beschaffenheit.

Wechselnd sind die Formen der Faserwurzeln. Der einfachste Fall dürfte wohl sein, daß vom Basalkörperchen aus bzw. vom Ansatz der Cilie, ein feines, bisweilen ein wenig gewundenes Fädchen in das Cytoplasma hineinzieht, um sich dort bald zu verlieren. Ein Beispiel dieser Art konnte ich an den langen, der Krystallstabansatzstelle nahen Typhlosoliszellen beobachten.

Fig. K.



Vorderende mit Geißelwurzel von *Mastigella vitrea*. Vergr. 1270 ×. (Nach Goldschmidt).

Die einzige genauere Beschreibung eines solchen Gebildes hat Goldschmidt (73) von der Geißel von *Mastigella vitrea* gegeben, wenngleich es schwer zu sagen ist, ob sich gerade genau die gleichen Verhältnisse auch an Metazoen finden. Da es sich aber hier nicht um prinzipielle Unterschiede handeln kann, wie Goldschmidt l. c. selbst schon angenommen und, gerade gestützt auf diese Strukturen, seine Ansicht über die Bedeutung der Faserwurzeln sich entwickelte, so gebe ich hier seine auf Grund der in Fig. L l. c. und Fig. 32 (= ego, Fig. K) abgebildeten Präparate getane Äußerung wieder (S. 105 und 106): »Das an der Geißelbasis liegende Körnchen erweist sich als ein Ring, der eine feine Röhre abschließt, die im Ectoplasma nach hinten zieht, sich allmählich verjüngt und, wenigstens in dem abgebildeten Falle, in einen kräftigen gebogenen Faden ausläuft, der scharf abgeschnitten an der vorderen Grenze des Ectoplasmas endet. Die Röhre selbst aber wird durchsetzt von einem äußerst zarten, in Windungen gelegten Faden, der den abschließenden Ring durchsetzend in die Geißel übergeht. Hinten geht der Faden in den gemeinsamen Strang über. Daß er sich hier aber bis zum Ende des ganzen Gebildes fortsetzt, erkennt man an Präparaten, in denen die Röhre vorn kollabiert, also fadenförmig ist, hinten dagegen offen ist und so den »Achsenfaden« zeigt, wie es in Fig. L der Fall ist. Man erkennt weiterhin deutlich, daß der Achsenfaden viel dünner ist als die Geißel, wenn es sich auch wohl kaum in Zahlen wird ausdrücken lassen ..... In Wirk-

lichkeit endet der Apparat stets unvermittelt an einem Entoplasmazapfen«.

Sehen wir vorläufig noch von den sogenannten Centralgeißelzellen ab, so liegt es nahe, hier die eingeißeligen Zellen mit basalen Fortsätzen einzureihen. Aber auch bei ihnen ist es vielleicht fraglich, ob es echte Flimmerzellen sind. Zu solchen wohl zu rechnen sind verschiedene eingeißelige Zellen der *Cyphonautes*-Larve, mit denen uns Kupelwieser vertraut gemacht (140); nach Langerhans (142) ferner folgende *Amphioxus*-Zellen, bei denen er teilweise sogar Flimmerung im Leben beobachten konnte: 1) Flimmerzellen der Mundcirren, 2) die der Mundhöhle, 3) die Velumepithelzellen, 4) die des Kiemenepithels, 5) des Peritonealepithels, 6) des hinteren Abschnittes der respiratorischen Bauchhöhle, 7) die Cylinderzellen der Riechgrube. Mutatis mutandis kann man vielleicht auch die Trypanosomen hierher rechnen, wo ja auch die Ansatzstelle der Geißel tief im Cytoplasma sich befindet und die *Herpetomonas*-Formen, wie sie uns z. B. Léger (146) an *Herpetomonas Crithidia* kennen gelehrt hat. Eine eigene Spezialisierung dieser Eingeißelzellen ist die: Von der Geißel aus erstreckt sich ein mit dem Kern in irgend welchen Zusammenhang tretender Faden. Im allereinfachsten Fall ist ein solcher Faden nicht einmal zu einer Verbindung zwischen Geißel und Kern notwendig, ich meine den, in dem es sich um geißeltragende Bakterien handelt, wie solche z. B. Prowazek (188) aus dem Darm des Blutegels beschreibt. Faßt man nämlich diese Spirillen als Organismen mit zerstreutem Kern auf, so ist der Zusammenhang ohne weiteres gegeben. Solche Zusammenhänge von Geißeln bzw. Cilien haben nach Heidenhain (97) (Fig. 104), auch Bütschli an *Bacterium lincola* und Calkins an *Tetramitus* aufgefunden.

Eine durch einen Faden hergestellte Verbindung von Geißel und Kern findet sich häufig bei Protozoen, selten bei Metazoen. Nachdem schon die Beobachtung Cienkowskis (31) an *Ciliophrys infusionum*-Schwärmsporen darauf hinwies, hat sich in der eingehendsten Weise Plenge (178) mit diesen Verhältnissen an Mycetozoenschwärmern und Flagellaten beschäftigt, dem auf dem Gebiete der Protozoen und Protophyten zahlreiche weitere Forscher gefolgt sind. Ich nenne hier nur: Prowazek (185) (an *Entosiphon sulcatum*), Maier 156) (an *Chlamydomonas*), Keysselitz (128) (an *Herpetomonas*, *Trypanoplasma*, *Calonympha grassi*, *Bodo lacertae*, *Chilomonas paramaecium*, *Trichomonas lacertae*, *Entosiphon sulcatum*, *Polytoma Uvella*, (*Chlamydomonas pulviscudus*, *Monas*-Arten, der marinen *Bicosoeca*

Chloropeltis ovum, *Trachelomonas*-Arten, *Devescovina striata* und *Joenia annectens*), ferner Moroff (170) bei *Aggregata*-Arten, Jahn (121) am Myxomyceten *Stenomitis flaccida*, Dobell (34 und 36) an *Trichomastix* und Awarinzew (8) an *Chilomonas*. Die verschiedenen Arten solcher Gebilde teilt Prowazek wie folgt ein:

1a. »Die Geißel ist kernendogenen Ursprungs ..... Gelegentlich konnte noch eine Art von ‚Verbindungsstück', das die scheinbare Geißelbasis mit dem Innenkörper« — der Kern ist häufig in einen äußeren, homogenen Teil, der auch als Kappe aufsitzen kann, und einen inneren differenziert — »verbindet, konstatiert werden.« Typus *Mastigamoeba*.

b) Zwei Geißeln entspringen vom Kern aus und hängen durch einen Faden mit dem Innenkörper desselben zusammen: Typus *Cercomonas longicauda*.

2) »Die Geißel hängt durch ein Zwischenglied, das wir Zygoplast nennen wollen, mit dem Kern zusammen«. Typus *Monas guttula*.

Varietät: »Der Zygoplast besitzt die Form eines sehr hohen, schmalen Stengelglases und besteht anscheinend aus einem dunkleren, homogenen Plasma und wird durch den Rhizoplast einer basalkornführenden Geißel durchbohrt«. Typus *Monas vivipara* und *Bicosoeca*; (letztere besitzt einen bisquitförmigen Zygoplasten).

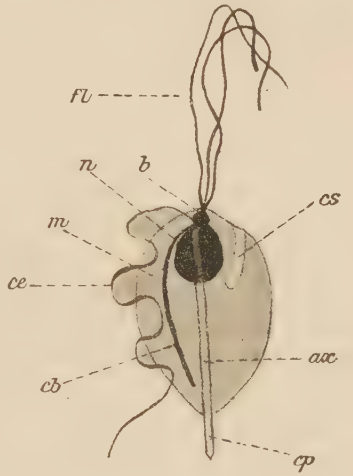
Beide Geißeln entspringen von einer gemeinsamen basalkornartigen (Diplosoma?) Verdickung, die terminal einem anscheinend strukturlosen homogenen, phiolenartigen Gebilde ansitzt. Die Geißel ist vom Kern unabhängig«. Typus *Bodo*. Diese Form mit dem »Geißelsäckchen« kommt schon *Trypanosoma* und *Herpetomonas* nahe.

Zu diesen von Prowazek zusammengestellten Formen möchte ich noch eine vierte hinzugesellen, die aus der Beschreibung Dobells (34 und 36) von *Trichomastix* ersichtlich ist. Vier Geißeln stehen hier mit dem ihnen nahegerückten Kern in Verbindung, von dem aus ein langer Faden nach der entgegengesetzten spitzzulaufenden Seite der Zelle zieht. Ähnlich gebaut ist nach Dobell (36) *Trichonomas* (Fig. L). Die Verbindungsfäden mit dem Kern sind bald dünn, bald dick, bald sanft geschwungen, bald steif und starr, ja ein Autor, Awarinzew (8), gibt sogar an, daß ihm der *Chilomonas*-Rhizoplast körnig oder quergestreift vorgekommen sei.

Die geschilderten Geißel-Kernverbindungen bezogen sich, wie man sah, alle auf Protisten, bei Metazoen sind sie noch selten be-

obachtet worden. Häufig, ja man darf vielleicht sogar sagen, allgemein, findet sich diese Vorrichtung bei den Spongien. So berichtet uns Maas (153) von den Ectodermzellen einer freischwimmenden Süßwasserschwammlarve, daß die sehr feine Geißel jeder Zelle an ihrem Ursprung sehr stark anschwillt »und noch innerhalb der Ectodermzelle als ein Strang hyalinen Plasmas bis gegen den Kern hin verfolgt werden kann«. Bei verschiedenen Spongienkragengeißelzellen hat ähnliches Lendenfeld (150) gesehen, und Bidder (18) und K. C. Schneider (201) beschreiben uns eine solche Verbindung bei den Kragengeißelzellen von *Sycon raphanus*, Vosmaer und Pekelharing (234) und Minchin (167) das gleiche an *Halichondria* bzw. an *Leucosolenia*. Endlich hat dies Maas (154) in den Gastralzellen von *Sycandra setosa* gefunden.

Fig. L.



Trichomonas batrachorum. (Nach Dobell 1909.)
n = Kern.
b = Blepharoplast.
fl = Geißeln.
ax = Axostyl.
cp = Seine caudale Fortsetzung.
m = Undulierende Membran.
cc = Ihr chromatischer Rand derselben.
cb = Ihre chromatische Basis.
cs = Cytostom.

Über ein weiteres Vorkommen von solchen Rhizoplasten bei Wirbellosen konnte ich nichts ausfindig machen, dagegen gibt es einen einzigen Fall dieser Art bei Wirbeltieren. Goldschmidt (70) hat ihn bei *Amphioxides* aufgefunden.

Zu den typischen, mit dem Kern nicht verbundenen Faserwurzeln übergehend, möchte ich jetzt den Fall der Vereinigung mehrerer solcher Wurzeln in einem kegelförmigen Gebilde erwähnen. Es ist dies eine sehr häufige, am besten wohl von Heidenhain (92) an den *Helix*-Lebergangzellen dargestellte Erscheinung. Aus diesem Faserkegel entsteht, wenn die einzelnen Fibrillen zu einem einheitlichen Faden zusammenlaufen, der, meist geschlängelt, am Kern vorbei gegen das untere Ende der Zelle zieht, eine Form, die schon Engelmann (48) an der Typhlosolis von *Anodonta* beschrieb. Er und Apathy (5) konnten mit Sicherheit feststellen, daß dieser Endfaden in keine Beziehung zum Kern tritt, doch konnte ihn keiner von beiden bis zum untersten Teil der Zelle verfolgen. Immer hörte er

noch im Cytoplasma auf, nach Apathys (5) Angabe sogar ohne sich zu verjüngen.

Die Beobachtung Heidenhains vom Zusammenrücken der Fasern in den Lebergängen von *Helix hortensis* kann ich an denen von *Helix pomatia* bestätigen (Fig. 8). Hierher sind vielleicht auch die an den *Anodonta*-Kiemen gesehenen Fasern (Fig. 7) zu rechnen. Den mit Endfaden versehenen Typus zeigte die *Anodonta* Typhlosolis in ihren schmalen Zellen besonders schön (Fig. 1, 3). Seltener konnte ich den Endfaden an den breiten Zellen, deren Wurzeln dünner sind als die der schmalen, zur Darstellung bringen (Fig. 2).

Schwierig erscheint auch die Feststellung, ob der Endfaden sich verjüngt oder nicht. War er bei einem Schrägschnitt etwas herausgerissen, so erschien er gleich dick. In der Zelle färbte er sich aber sehr ungleich, und nur eine ganz bestimmte Farbennüance bei der E. H.-Färbung ließ ihn aufs deutlichste in seiner ganzen Länge hervortreten, während er bei nicht ganz tadelloser Färbung wesentlich höher aufzuhören schien. Mit Goldchlorid ließ er sich in den allermeisten Fällen als ein scharf umschriebener, gewundener Faden darstellen, der fast bis ans Ende der Zelle zog. Ob sein Durchmesser oder nur seine Fähigkeit, Farbstoffe aufzunehmen, gegen sein Ende abnimmt, wage ich nicht zu entscheiden, möchte mich aber eher zu letzterer Annahme hinneigen. Jedenfalls aber endigt er frei im Plasma und tritt nicht aus der Zelle unten aus. Ich habe tausende von Zellen durchgesehen, besonders solche, die mit Goldchlorid gefärbt waren, um zu sehen, ob nicht durch den die Zellen unten stützenden Saum Fädchen, die etwa als mit dem Entfaden zusammengehörig gedeutet werden könnten, treten, stets aber mit negativem Erfolg. Ich betone dies hier ausdrücklich, da daraufhin im späteren verwiesen werden soll.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß K. C. Schneider (201) eine Aufsplitterung der Faserwurzeln nach der Zellbasis zu gesehen haben will.

Wir haben uns bisher nur mit faserigen Gebilden, den Faserwurzeln im engeren Sinn beschäftigt; es gibt aber auch von den Cilien in das Plasma ziehende Bänder. Solche »Basalwulst« genannte Gebilde sind nur Protozoen eigen. Schuberg (203) hat ihn an der adoralen Wimperspirale von *Stentor*, desgleichen N. Maier (156) dargestellt, Maupas (158), Schuberg (204) und Maier (156) fanden ihn an den Cirren von *Stylonychia*, Maier (156) an den Membranellen von *Stylonychia* und Bovard (20) an den Membra-

nellen von *Condylostoma*. Man sieht, daß Basallamellen nur da vorkommen, wo ein Komplex von Cilien eng zu einem einheitlich wirkenden Gebilde verbunden ist. Maier (156) definiert demnach auch den Unterschied zwischen den Faserwurzeln von *Anodonta* und den Gebilden der Infusorien, indem er sagt: »Die Wimperwurzeln kommen je einer Cilie zu, während die Basalfaser der Cirre oder Membranelle je einem ganzen Cilienkomplexe zur Stütze dient«. Man wird demnach kaum fehlgehen, wenn man auch die Basallamelle als aus verschmolzenen Wurzeln bestehend betrachtet und nicht allzuviel Gewicht auf den Unterschied der Färbbarkeit — die Basallamellen färben sich bedeutend schwächer — legt. Wie die eigentlichen Faserwurzeln in einen Endfaden sich vereinigen, so läuft auch die konische Basallamelle zu einem oft nach einer Seite gekrümmten kurzen, dicken, sich stark färbenden Faden aus.

Anhangsweise mögen noch folgende Beobachtungen hier erwähnt werden: Faserwurzeln in nichtflimmernden Zellen glaubt Engelmann (48) im Kaninchen-Duodenum gesehen zu haben, doch gibt die Art der Behandlung — Müllersche Lösung mit $^1/_4$ aqua verdünnt, 16 Stunden wirkend — nicht Gewähr dafür, daß es sich hier nicht um durch Schrumpfung enstandene Kunstprodukte handle. Wenn ferner Vignon (230) im Chylusdarm der *Chironomus*-Larve cilienlose Zellen mit Faserwurzeln auffand, so ist dies wohl so zu deuten: In den übrigen Darmteilen sind die Cilien, die er bekanntlich dort nachgewiesen, noch erhalten, und im Chylusdarm sind sie bereits schon resorbiert; die Faserwurzeln, die ja resistenter sind, sind aber noch nicht eingeschmolzen. Die von Polowzow (179) im Pharynxwulst von *Lumbricus* geschilderten Fasern haben mit den Cilien nichts zu tun, sondern dienen durch ihre Kontraktion zur Ausstoßung des in den Zellen angehäuften Schleimes. Ellermann (44) hat gezeigt, daß die in den Stäbchenzellen des *Helix*-Darms vorhandenen Gebilde — hierher gehört vielleicht auch eine unbestimmte Angabe Pflügers (176) — keine Fasern sind, sondern durch Längsfaltungen der Zelloberfläche als solche erscheinende Trugbilder, eine Deutung, der ich mich auf Grund eigener Beobachtung am gleichen Objekt anschließen möchte. Sommer (212) wird in der Literatur die Auffindung von Faserwurzeln in den Stäbchensaumzellen des Darmes von *Macrotoma plumbea* zugeschrieben. Er sagt aber lediglich, daß er in diesen Zellen »eine feine Längsstrichelung« beobachtet habe, »die vielleicht irgend einen Zusammenhang mit den Härchen hat« (Härchen = Stäbchen). Weder diese Angabe noch die

beigegebene Abbildung spricht für echte Faserwurzeln. Brasil (22) wies Faserwurzeln in Stäbchenzellen des Polychätendarms nach. Es handelt sich aber hier wohl um rückgebildete Flimmerzellen. Ich werde an andrer Stelle seine Beobachtung im Wortlaut referieren. Die Fasern endlich, die Heidenhain (97) in den Stäbchensaumzellen des Froschdarmes auffand, sind nach seiner eigenen Deutung keine streng differenzierten Fasern, sondern nur der Ausdruck eines durch Muskeldruck hervorgerufenen, in bestimmten Leitlinien fadig differenzierten Protoplasmas. Ich glaube also den Satz aufstellen zu dürfen: Echte Faserwurzeln kommen ausschließlich in Flimmerzellen vor.

4. Genese des Flimmerapparates.

A. Flimmerung und Pseudopodien.

a) Entstehung von Flimmerbewegung aus Pseudopodien.

Die große Ähnlichkeit der Flimmer- und Pseudopodienbewegung ist schon älteren Autoren aufgefallen, und frühzeitig konnte auch schon der genetische Zusammenhang beider beobachtet werden. Perty (174) sah wohl als erster an *Cryptomonas polymorpha* das Entstehen der Flimmerbewegung aus der Pseudopodienbewegung. Es folgten, um nur einige Autoren zu nennen, de Bary (12), der das gleiche an den Schwärmsporen der Myxomyceten sah, Häckel (82), der es an *Magosphaera planula* verfolgte, Strasburger (216), der es an *Vaucheria*-Schwärmsporen beobachtete, R. Hertwig (106), der es an *Microgromia soc.* und Monothalamien beschrieb, R. Hertwig und Lesser (108), die uns das gleiche von *Clathrulina elegans* berichten, Henneguy (100), der solches an einem nicht näher bestimmten Organismus sah, und viele andere. Alle diese an Protisten gemachten Beobachtungen haben für uns deshalb besondere Wichtigkeit, weil sie, abgesehen davon, daß sie uns die Flimmerbewegung durch Vergleich mit der viel einfacheren Pseudopodienbewegung besser verstehen lehren, uns in manchen Fällen die sehr allmählich vor sich gehende Cilienentstehung dartun, die, wie wir sehen werden, bei Metazoen fast stets ganz plötzlich vor sich geht und sich deshalb bisher fast ganz der näheren Untersuchung entzog. Nach Hertwig (106) wird bei Schwärmern von *Microgromia socialis* »die Geißel in der Tat jedesmal vollkommen eingezogen und neu gebildet. An der Stelle, an der die Geißel entstehen sollte, bildete sich jedes-

mal kurz zuvor ein amöboider konischer Fortsatz, der sich dann plötzlich in eine Geißel verlängerte. Hierbei gingen Geißel und Fortsatz unmittelbar ineinander über, die erstere präsentierte sich nur als eine besonders feine Spitze desselben«. Strasburger (216) erinnerte die Geißelentwicklung bei *Vaucheria*-Schwärmsporen nach seiner Angabe an die Pseudopodienbildung. In jüngeren Stadien sind hier die Cilien kurz und haben an der Spitze eine knopfförmige Anschwellung. Das Knöpfchen wird immer kleiner, je länger die Cilie wird. Interessant ist eine Beobachtung Wallengrens (235), nach dem die Rückenborsten von *Uronychia* sich als ganz kleine, lebhaft bewegende Cilien anlegen, die erst starr werden, wenn sie länger geworden sind.

b) Vergehen und Umwandeln der Cilien.

Noch mannigfaltiger als das Entstehen ist das Vergehen oder Umwandeln der Cilien. Besonders bekannt sind da folgende fünf Umwandlungen:

1) Übergang in amöboide Bewegung oder sonstiges Einschmelzen der Cilie in das Körperplasma.

2) Abwerfen der Cilien.

3) Rückbildung in gestrichelten Cuticularsaum.

4) Cnidocilbildung.

5) Übergang in eine undulierende Membran.

Der am häufigsten beobachtete Fall ist der erste. Nach Clark (32) schwillt die Spitze der Geißel von *Codosiga pulcherrima* an, während sie sich verkürzt, um allmählich zu verschwinden. Häckel (83) sah, wie bei längerem Stillstand der Geißelbewegung bei Kalkschwämmen dieselbe in amöboide übergeht, und sah diesen Übergang auch an den Geißeln von *Magosphaera planula*, (82) sich vollziehen. O. Schmidt (198) beobachtete die Geißeleinziehung beim Festsetzen der Larven von *Ascetta primordialis* und *A. clathrus* und diese Einziehung konnte auch Dallinger und Drysdale (33) an der Geißel von *Polytoma* konstatieren. Strasburger (216) sagt, daß die Cilieneinziehung der *Vaucheria*-Schwärmsporen analog der Cilienbildung vor sich gehe. Erst bildet sich ein Knöpfchen an der Spitze, das an Größe immer mehr zunimmt und schließlich in die Hauptschicht aufgenommen wird. Später trägt er nach (217), daß die Cilien, bevor sie eingezogen werden, still stehenbleiben. Das Einziehen geschieht durch eine Membran hindurch, welche wohl Öffnungen für die Cilien hat. Etwas anders verläuft nach ihm (217)

der Vorgang bei *Haematococcus*. Beim Übergang zur Ruhe werden da die außerhalb der Cellulosehülle befindlichen Cilienteile »desorganisiert«, die innerhalb derselben liegenden in den Körper aufgenommen. Hertwig (106) beobachtete nach seiner Aussage den Vorgang »häufig an den Pseudopodien vieler Monothalamien«, und es sei dieser Fall hierher gestellt, da sich diese Gebilde kaum von echten Cilien trennen lassen. Er schreibt: »Soll ein Pseudopodium, z. B. bei einer Euglyphe, eingezogen werden, so wird es mit einer einmaligen kräftigen Zuckung eingeknickt und fließt dann mit dem Stumpf ins Innere des Körpers zurück. Dieses Einknicken geschieht mit einer Schnelligkeit und Energie, welche den Bewegungen der Geißeln nicht nachsteht. In der Schnelligkeit und Energie sind aber einzig und allein die Unterschiede zwischen der Pseudopodien- und Geißelbewegung zu suchen, da die seitlichen Schwingungen auch bei den ersteren nichts Seltenes sind«. Geißeleinziehungen beschreiben ferner Hertwig und Lesser (108), Schneider (200), Berthold (246), Fisch (51), Seligo (208), Plenge (178) und Rothert (195).

Rothert selbst führt uns in den zweiten Modus, den des Abwerfens über, indem er in seinen Studien über Phycomycetenschwärmsporen weiterfährt: »Nach dem zweiten Schwärmstadium ...., wo die Spore definitiv zur Ruhe gelangt, werden die Cilien als nunmehr überflüssig abgestoßen«. Nach Hieronymus (111) werden bei der vegetativen Vermehrung von *Stephanosphaera* die Geißeln gleichfalls »wahrscheinlich abgeworfen«. Fischer (53) faßt seine an Flagellaten gemachten Beobachtungen also zusammen: »Niemals wurde eine Einziehung der Geißeln in den Körper der Flagellaten beobachtet, immer werden unter ungünstigsten Umständen die Geißeln abgeworfen, teils unverändert, teils auf verschiedenen Stadien der Zersetzung und Verquellung ..... der als Verquellung und Kontraktion erscheinende Vorgang besteht in einer Zusammenrollung der Geißel zu ösen-, ring- und uhrfederartigen Gebilden ..... Nackte Schwärmzellen (Schwärmsporen von Algen) scheinen meistens ihre Cilien einzuziehen, wenn sie zur Ruhe kommen, umhäutete Organismen dagegen abzuwerfen«.

Einen Fall von Cilienabstoßung beobachtete ferner ich selbst an den Ductuli efferentes des Meerschweinchens. Diese tragen, wie wir sehen werden, bei den Säugetieren Cilien. Die zellsaumlosen Zellen hatten alle ihren Cilienbesatz verloren, dieser fand sich aber an mehreren Stellen noch im Lumen der Röhrchen vor. Ich möchte aber auf diese Wahrnehmung nicht allzuviel Gewicht legen, da ich die

Beobachtung an einem einzigen Stück Nebenhoden gemacht habe, in dem vielleicht doch ungünstige Fixierung — ich verwendete Sublimat — 2 Teile Eisessig — ein Kunstprodukt schuf.

Ein Fall, den man wohl auch hierher stellen kann und der die wenigst tiefgreifende Umwandlung einer Cilie darstellt, ist der der Ösenbildung. Rothert (195) sah ihn öfters als Vorstufe der Cilieneinziehung, und Goldschmidt (73) beschreibt ihn uns von der Geißel von *Mastigella vitrea*, wenn sie sich in schlaffem Zustand befand. Daß ähnliche Erscheinungen auch bei Pseudopodien vorkommen, beweist Lauterborns (144) am Rhizopoden *Amphitrema rhenanum* gemachte Beobachtung, nach der sich dessen eines von zwei spitzen dünnen Pseudopodien oft bogenförmig krümmt und »mehr oder weniger umknickt«.

Daß nicht nur eine einzelne Cilie in amöboide Bewegung sich verwandeln kann, beweist eine an andrer Stelle (143) gemachte Bemerkung Lauterborns nach der sich am Flagellat *Thaumatonema* zwar unter Erhaltung der Cilien, aber doch wesentlicher Umformung des durch die Cilien charakterisierten Körpers noch Pseudopodien bilden können.

Wie sind nun diese Befunde theoretisch zu deuten? Vor allem, glaube ich, müssen wir zwei Umbildungen auseinanderhalten: die mit knöpfchenförmiger Anschwellung beginnende von der Ösenbildung. Bei ersterer handelt es sich um eine Verflüssigung der Cilienspitze, bei letzterer nur um eine Umbiegung der in ihrer Eigenform noch erhaltenen Cilienspitze. Erst sekundär kann auch hier, wenn der Ring geschlossen ist, eine Verflüssigung und damit Verschmelzung des Gebildes eintreten. Nach den oben auseinandergesetzten Ansichten über Cilienstrukturen dürfte die Knöpfchenbildung hauptsächlich durch Verflüssigung des den Achsenfaden umgebenden Plasmas entstanden sein, wobei wahrscheinlich der Achsenfaden entweder an der Spitze aufgelöst oder etwas zurückgezogen wurde. Künstlich läßt sich solche Knöpfchenbildung auch durch Kirschgummi- oder Wärmeeinwirkung erzielen. Ich konnte sie des öfteren beobachten. Selbstverständlich erfolgten auch an den Typhlosoliszellen dadurch Verkürzungen. Diese wurden aber streng auseinandergehalten von den später angegebenen, gemessenen, welche sich nur auf Objekte bezogen, bei denen noch keinerlei Ciliendeformation beobachtet wurde. Bezeichnend ist, daß im Leben Knöpfchen-, wie Ösenbildungen stets an schlaffen Geißeln vor sich gehen, daß sie also in Fällen eintreten, in denen der Gelzustand der Geißel allmählich in den Solzustand

übergeht, sei es in dieser Reihenfolge bei der Einziehung oder in umgekehrter bei der Bildung derselben. Die reine Kugelform des Knöpfchens zeigt uns an, daß es des stützenden Achsenfadens entbehrt. Anders möchte ich den Fall der Ösenbildung deuten. Das dabei vollkommen gleiche Aussehen der Cilie deutet darauf hin, daß in ihrer den Achsenfaden umgebenden Hülle keinerlei Veränderungen vor sich gegangen sind. Anders der Achsenfaden. In dem von Rothert (195) beschriebenen Fall mag er sich entweder von der Spitze zurückgezogen haben, oder, was das Wahrscheinlichere ist, er mag an der Spitze sich aufzulösen begonnen haben. Es ist mit unsern physikalischen Erwägungen durchaus vereinbar, daß eine so starke Gelbildung, wie sie dem Cilienectoplasma innewohnt, allein fähig ist, ihr ihre längliche Eigenform zu erhalten, wie wir dies ja auch an gewiß keinen scharf differenzierten Achsenfaden besitzenden Pseudopodien sehen. Anders ist es mit der Bewegung. Sie kann nur vor sich gehen, wenn mindestens eine nach innen stets an Festigkeit zunehmende axiale Differenzierung, wie wir sie für pendelnde Pseudopodien fordern, oder, und dies gilt für die Cilien, wenn ein richtiger Achsenstab in ihnen vorhanden ist. Schreitet aber von innen nach außen die Auflösung vorwärts, so haben wir den Fall des unbeweglichen und doch noch spitzigen Cilienendes. Zwar glaube ich hiermit eine Erklärung für die Unbeweglichkeit der Cilienspitze gegeben zu haben, doch schlugen mir alle Versuche, rein physikalisch mir eine Vorstellung der Ösenbildung zu machen, fehl. Ihre erste Anlage entsteht wohl dadurch, daß die Cilienspitze, die anfangs einen Ausschlag nach beiden Seiten hatte, in einem bestimmten Augenblick der inneren Flüssigwerdung den hierdurch in diffuse Komponenten zerteilten Widerstand durch Kontraktion des Ectoplasmas nicht mehr zu überwinden vermag und demnach in dieser Lage bleibt, z. B. wenn sie eben nach rechts geneigt war, nach rechts gekrümmt.

Die Rückbildung der Cilien in einen gestrichelten Cuticularsaum schildert Fischel (52) nach einer Beobachtung am flimmernden Cornealepithel der Salamanderlarve. Er sagt, daß man an Stellen, an denen das Flimmerepithel im Schwunde begriffen ist, »sehr oft Zellen findet, welche zwar nicht mehr, wie ursprünglich, die langen, zarten Flimmerhaare, wohl aber einen gleich dichten Besatz kurzer, steifer Härchen tragen, die allem Anschein nach eine Rückbildungsstufe der Cilien darstellen. Auf diese Weise — durch allmähliche Verkürzung der Cilien — bildet sich aller Wahrscheinlichkeit nach der

ganze, außerhalb der Zellen gelegene Teil der Flimmer zurück, während der an der freien Zellseite erhaltenbleibende den (späteren) Cuticularsaum darstellt«. Dieser ist gestrichelt.

Von einer ganz eigentümlichen Umbildung von Flimmerzellen gibt Prenant (182) Kunde. Sie klingt so merkwürdig, daß ich sie hier übergehen würde, wenn es nicht Prenant wäre, der sie nach eigenen Studien und nach solchen Iwanzoffs schildert. Die Nesselzellen von *Anemonia sulcata* sollen sich nämlich aus ehemaligen Flimmerzellen entwickeln. Der Vorgang beruht im wesentlichen darin, daß an der Basis der Geißel ein Ring sich befindet, durch den sie in ein basal von diesem gelegenes Säckchen eingezogen werden kann. » Déchargée, celle-ci se retrouve cellule vibratile «.

c) Pseudopodienbildung bei Verbandszellen.

Mit dem Eintreten in den geschlossenen Zellverband der mehrzelligen Tiere hört im allgemeinen die amöboide Bewegung der betreffenden Zellen auf. Aber bevor sich die formgebenden Elemente an den epithelialen Zellen gebildet haben, denn sie habe ich besonders im Auge, sei es in Form von Kittleisten oder mehr oder weniger komplizierter Zellsäume, sind die Zellen doch noch zuweilen amöboider Bewegung fähig. Häckel (81) hat uns eine solche von den Zelloberflächen der Siphonophorenmorula und ebenso (83) der Kalkschwammorula geschildert. In beiden Fällen verwandelt sich die amöboide Bewegung in Geißelbewegung. Auch bei der Festsetzung der Kalkschwämme bekommen die flimmerlosen Entodermzellen Geißelhaare.

Ob bei Zellen mit einer so bestimmt umschriebenen Eigenform, wie dies die Darmepithelien der Metazoen sind, noch amöboide Bewegungen vorkommen können und ob und wie diese der Flimmerbewegung zu vergleichen seien, ist eine noch umstrittene Frage. Gurwitsch sagt darüber (80) (S. 54): »Die älteren Angaben über die amöboide Beweglichkeit der sogen. Cuticularbesätze der Darmepithelien wurden bei Beobachtungen der Nahrungsaufnahme am lebenden Objekt gemacht. Metschnikoff beschrieb pseudopodienartige Fortsätze in den Darmzellen der Cölenteraten, Sommer bei Hirudineen. Es werden schließlich ähnliche Beobachtungen an Wirbeltieren von Thanhofeer, Wiedersheim, Zavarykin, R. Heidenhain u. a. gemacht. Von den Nachuntersuchern wurden jedoch diese Angaben einer scharfen Kritik unterworfen.« Neuerdings haben nach Gurwitsch (80, S. 55) Paneth und Nicolas ähnliches für die Darm-

epithelien verschiedener Wirbeltiere und Greenwood für den Lumbricusdarm beschrieben. Mir selbst ist von den neueren Angaben nur die Zimmermann's (244), den auch Gurwitsch erwähnt, bekannt, die wegen der großen Gewissenhaftigkeit der Zimmermannschen Arbeit wohl die meiste Beachtung gefunden hat. Es handelt sich um sehr feine, durch den gestrichelten Zellsaum des menschlichen Dickdarms hindurchtretende Fädchen, die in ganz verschiedener Menge und sehr verschiedener Form, doch annähernd gleicher Länge aus der Zelle austreten. Tatsächlich machen sie den Eindruck amöboider Bewegung. Leider hat aber Zimmermann seine Beobachtung nur an fixiertem Material gemacht. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um durch die Zellsaumstrichelung zur Fädchenform geformte austretende Quellungen oder Sekretbildungen handelt oder daß wir es hier mit einem Ausnahmefall von Cilienbildung an einer sonst die Cilien entbehrenden Stelle zu tun haben. Amöboide Bewegungen von Verbandszellen hat ferner Sommer gesehen.

Man mag diesen wenigen Fällen mehr oder weniger Gewicht beilegen, eins ergibt sich logischerweise, daß der geschlossene Aufbau der Metazoenzellen eine Festigung der Epithelien zur Bewahrung der Eigenform der Zellen und somit des Gewebes erfordert, die ein pseudopodienartiges Fließen nicht mehr zuläßt. Das mag überhaupt als ein Grunderfordernis des Cilienschlages angesehen werden, daß zu ihm eine viel größere Festigkeit als zur Pseudopodienbewegung erforderlich ist. Nachdem ich versucht habe einige, dieser Zellsaumstrukturen zu schildern, möchte ich eine von ihnen in ihrer Genese betrachten, die Cilie.

B. Genese des Flimmerapparates bei Metazoen.

a) Genese an sich.

Wohl die älteste derartige Beobachtung hat Eichhorst (245) in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts gemacht. Seine Angaben lauten über eine am menschlichen Ependym gemachte Beobachtung nach der Wiedergabe Studnickas (224) also: »Die letzteren« (sc. Cilien), »entwickeln sich in der Weise, daß sich zunächst aus dem der Höhle zugewendeten Ende eine breite, glänzende Sohle« (= Zellsaum + Membrana limitans interna) »abhebt, die nach einiger Zeit eine sehr feine Strichelung zeigt und dadurch an die Gestalt der Darmepithelien erinnert . . . Zum Schlusse wachsen dabei die

Wimperhaare durch die Poren hindurch, und hiermit ist die Ausbildung der Zelle vollendet.«

Ohne die Ciliengenese zu schildern, sagt Fol (59) l. c. S. 230 u. a. darüber, daß die Wachstumsperiode bei den großen Randwimpern des Segels der Molluskenlarven tagelang dauert. Trifft dies zu, so wäre hiermit endlich bei Metazoen, bei denen sonst bekanntlich die Ciliengenese sehr schnell vor sich geht, ein Objekt gefunden, bei dem sich die Cilienentwicklung gut studieren ließe. Für die Natur der Cilien ist auch seine Bemerkung von Interesse, daß »lang bestehende, hoch differenzierte Wimpern zuweilen nicht eingezogen, sondern abgeworfen werden.« (Beispiel: Molluskenlarven.)

Eine mit modernen Hilfsmitteln angestellte, sehr sorgfältige Untersuchung der Histogenese des Wimperapparates hat Gurwitsch (78) angestellt. Er unterscheidet zwei Typen. Den ersten stellt das Epithel aus der Übergangstelle des Rachens in den Ösophagus einer 1 cm großen Krötenkaulquappe dar. Diese Zellen besitzen nach seiner Darlegung (l. c. S. 193—196) ursprünglich keine Cilien. Das körnige Innenplasma wird durch einen hellen Zellsaum nach außen zu abgeschlossen. In diesem sind die senkrecht gestellten Waben mit Rubin gefärbt sichtbar (l. c. Fig. 7, Zelle *b* und 7a). In den Knotenpunkten ihrer Wände treten nun, erst an der äußersten Zelloberfläche beginnend, dann die senkrecht zur Oberfläche gestellten Wabenwände verfolgend, unregelmäßige, mit Eisenhämatoxylin färbbare Verdickungen auf (l. c. Fig. 8, Zelle *a*). Sie bilden die erste Anlage der »zuerst spärlich, dann in immer dichteren Massen auftretenden Basalkörper der Flimmerhaare«, die »sich als Knotenpunkte eines Wabenwerkes aus demselben herausdifferenzieren und, soweit man sie noch einzeln verfolgen kann, durch Substanzbrücken — miteinander verbunden bleiben.« »Diese Basalkörper erhalten sogar ihren Flimmerbesatz, ehe ihre definitive Zahl erreicht ist« (l. c. Fig. 8, Zelle *b* und Fig. 7, Zelle *b*). »Weiter können wir annehmen, daß das Wabennetz immer dichter wird, somit neue Knotenkunkte geschaffen werden, aus welchen sich wiederum neue Basalkörper herausdifferenzieren.«

Im Gegensatz zu diesem Typus, bei dem zuerst die Basalkörper und dann erst die Cilien entstehen, steht der zweite, am Rachenepithel der 1—2 cm langen Salamanderlarven beobachtete, bei dem zuerst die Cilien und dann erst die Fußstücke sich herausdifferenzieren. Gurwitsch (l. c. S. 202—203) schildert uns, wie die die Zellen erst bedeckende Crusta sich allmählich in einen scharf abgesetzten Zell-

saum umwandelt. Dann (l. c. S. 204—205) fährt er fort: »Das übrige Wabenwerk des Zellsaumes erleidet nun aber merkwürdige Veränderungen: die Wabenstruktur verwischt sich allmählich, um einem dichten unentwirrbaren »Filzwerk« Platz zu machen . . . In einigen Stellen kann man kleine, in der Richtung der Längsachse gedehnte Wabenmaschen erkennen, in einigen andern sieht man, schon mehr oder weniger individualisiert, noch stark gekräuselte Haare, welche zweifelsohne in ihrer Längsrichtung aus mehreren aneinanderstoßenden Wabenwänden entstanden sind . . . Durch den Umformungsprozeß des sehr dichten und zarten Wabennetzes entstehen allmählich individualisierte Haare, die in ihrer unregelmäßigen verflochtenen Anordnung und ihren wellenförmigen Konturen deutlich ihre Entstehungsweise aus dem Wabenwerke erkennen lassen . . . Als Endresultat . . . sehen wir endlich einen regelmäßig gebauten, dichten Flimmerbesatz auftreten (Fig. 19) . . . Wir haben es hier mit einem merkwürdigen Falle zu tun, wo dem vollständig ausgebildeten Flimmerbesatz zunächst noch die Basalkörper fehlen, somit sich erst sekundär herausdifferenzieren.« Erst jetzt entstehen die Basalkörper, und zwar nicht allmählich, sondern alle zusammen in einer wohlausgebildeten Reihe. »Ob es sich nur um eine Verdichtung und Differenzierung der basalen Teile der Flimmerhaare handelt, was das bei weitem Wahrscheinlichere ist, oder ob auch ein Teil . . . der anisotropen Zone« (= Zellsaum l. c. F. 18 Z.) »dafür in Anspruch genommen wird, konnte ich vorläufig nicht entscheiden.« Das Wahrscheinlichere ist nach seiner Ansicht, daß »der basale Abschnitt des wabigen Zellsaumes (Fig. 18) seine engmaschige Struktur behält und in den Knotenpunkten der Maschen die Basalkörper entstehen läßt, die dadurch von vornherein mit den hinzugehörenden Flimmerhaaren eins bilden«.

Auf Grund dieser beiden, im einzelnen ja voneinander abweichenden Typen zieht Gurwitsch (l. c. S. 220—221) folgende, die allgemeine Genese des Wimperapparats betreffende Schlußfolgerung: »Eine für die Auffassung des Flimmerapparates wichtige Tatsache ist die schon auf den frühesten Stadien erfolgende scharfe Absonderung des gesamten Materials für den ersteren aus dem Cytoplasma. In dieser Hinsicht scheint eine Übereinstimmung in allen, wenigstens in den uns bekannt gewordenen Fällen, zu bestehen. Wir haben es in der Tat stets mit einem scharf abgegrenzten hyalinen Saum zu tun, welcher implizite das Material für die Flimmerhaare und Basalkörper enthält . . . Ich glaube, daß man auf Grund dieser Tatsachen zur Vorstellung gelangen muß, daß das Wesen der Histogenese des

Flimmerapparates in einer Art Arbeitsteilung innerhalb des zunächst als indifferent zu denkenden Cytoplasmas besteht. Es sondert sich ein spezifisch beschaffener Plasmateil aus dem Verbande, welcher die Fähigkeit der Bewegung in sich ganz besonders konzentriert und durch weitere Differenzierung alle Bestandteile des Flimmerapparates aus sich hervorgehen läßt.« Weiterhin S. 225: »Die frühzeitige morphologische Abgrenzung einer spezifischen Plasmaschicht — der Muttersubstanz des gesammten Flimmerapparates — ist somit ein kardinaler . . . Punkt in der Histogenese.«

Eine andre Vermutung als Gurwitsch über die Entstehung der Basalkörper äußerte schon einige Jahre vorher Heidenhain (92). Er fand bekanntlich in den Lebergängen von *Helix* keinerlei vom übrigen Cytoplasma scharf abgesonderten Zellsaum. Die Basalkörper sind hier (l. c. S. 105) »ganz einfache, und zwar oblonge Körperchen, welche mit ihrer langen Achse senkrecht zur Zelloberfläche in die Grenzmembran selbt implantiert sind . . . Sie können vielleicht geradezu als Differentiationsprodukte derselben aufgefaßt werden«.

Gleichfalls unabhängig von einer bestimmten saumartigen Differenzierung der Zelloberfläche läßt Studnicka (224), allerdings in andrer Weise als Heidenhain, die Cilien entstehen. Seine Studien beziehen sich auf das Ependym. Er sagt, daß seine einfachste Form bei Wirbeltieren diejenige einer einfachen, von nackten flimmernden Zellen bedeckten Wand ist. Erst in späterer embryonalen Zeit entstehen die Zellsäume und erst wiederum später die Membrana limitans interna und externa. Manchmal erhalten sich die ehemaligen primitiven Verhältnisse, wie er dies am Plexus chorioideus ventriculi quarti bei einem menschlichen Fötus beobachtete. Die Zelle hat hier noch keine so bestimmte Eigenform, sondern ihre Oberfläche ragt noch in Gestalt einer Kuppe vor. Noch nicht ist an ihrer Oberfläche eine bestimmte Substanz, sei es Schlußleiste oder Zellsaum usw., ausdifferenziert. Trotzdem trägt die Zelle schon Cilien, Basalkörper und sogar von diesen ausgehende feine ins Plasma ziehende Fädchen, die erste Anlage der im Ependym so seltenen Faserwurzeln. Die Basalkörper liegen nicht im äußersten Zellrand, sondern etwas tiefer im Plasma, tiefer selbst, als der hier nicht vorhandene Zellsaum im allgemeinen von der Oberfläche aus reicht.

Zwei weitere Beobachtungen lassen sich hier vielleicht vereinigen, ich meine die von Fuchs (66) und die von Ikeda (118), welche uns beide Fälle von merkwürdig tief in der Zelle liegenden Basalkörpern schildern. Fuchs sah am Ependym einer vierwöchigen Maus ein

einziges Mal mehrere tief in der Zelle liegende Basalkörper, die bereits Flimmerhaare trugen. Zwar gibt er diesem Befund keine bestimmte Deutung, doch kann man sich bei Betrachtung seiner Abbildung des Eindrucks nicht erwehren, daß es sich hier tatsächlich um eine Cilienbildung handle, die in der Zelle vor sich geht. Ikedas (118) Darstellung fußt auf Beobachtungen an den Vasa efferentia. Ich lege im folgenden die an den betreffenden Zellen des Neugeborenen von ihm geschilderten Verhältnisse zu Grunde; (l. c. S. 8 — 9. Fig. 2 u. 3). Aus dem Kern cilienloser Zellen soll ein Gebilde hervorgehen, das emporrückend die Basalkörper bilde. Im einzelnen sagt er: . . . »Außerdem konnte ich auch in den cilienlosen Zellen die drei Zwischenglieder, welche Benda zuerst gefunden hat, konstatieren, nämlich in der Tiefe der Zelle direkt oberhalb des Kerns liegt ein Körnchenballen in einer Radiärstellung gegen einen in seiner Mitte gelegenen Hohlraum (Fig. 3*a*) oder ein wie der geschrumpfte Kern erscheinender dichter Ballen (Fig. 2*a*). Im zweiten Stadium liegen jene Ballen oder radialen Stäbchen zwischen Kern und Zelloberfläche in der Mitte (Fig. 2*b* und 3*b*), und endlich als letztes Stadium sieht man die Stäbchen mit Cilien überlagert näher an die Zelloberfläche herangerückt Fig. 2*c* und 3*c*.« Soweit der rein morphologische Befund Ikedas. Die Deutung desselben soll gelegentlich der Besprechung der Henneguy-Lenhossékschen Theorie erörtert werden.

Einen ganz eigenartigen Fall von Cilienentstehung hat uns Vignon (230) kennen gelehrt. Bekanntlich fand er im Darm der *Chironomus*-Larve echte Cilien, deren Beweglichkeit er auch im Leben feststellte. Aber auch Bürstenbesatz kommt bei diesem Tier vor. Nun sah er bisweilen den Stäbchen dieses Besatzes bewegliche Cilien aufsitzen. Er betrachtet demnach nicht Cilien und Bürstenbesatz als etwas sich Entsprechendes, sondern beide als sich ungleichwertige Gebilde und hält den Bürstenbesatz für nichts andres als in der Entwicklung zurückgebliebene Cilien. Im einzelnen unterscheidet er folgende vier Arten:

1. Das Stäbchen des Bürstensaums trägt eine bewegliche Cilie. (*Chironomus.*)

2. Das Stäbchen kann als fadenförmigen Fortsatz eine unbewegliche Cilie haben, die in ihrer Form durchaus einer beweglichen Cilie gleicht. Solche Verhältnisse haben nach Vignon Léger und Haggenmüller (1899) (149) und Lécaillon (1899) (145) dargestellt.

3. Das Stäbchen kann in seiner ganzen Länge kontraktil sein. Solche cilienartige Gebilde sind direkt der Zellwand und nicht einem eigenen Zellsaum aufgesetzt. (Chylusventrikel von *Chironomus*.)

4. Es gibt echte unbewegliche Cilien. (Dünndarm von *Chironomus* und Ende des Oesophagus bei einem *Nais* verwandten Organismus.)

Vielleicht darf man zum letzten Typus, wie ich glaube, die Beobachtungen Mingazzinis (169) noch rechnen.

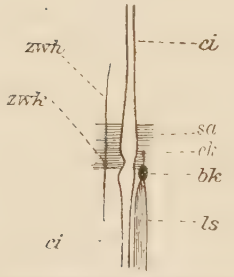
b) Teilung von Flimmerzellen.

Bei Protozoen erleiden die Cilien bei der Teilung entweder keine Veränderung, oder sie werden resorbiert. In der Metazoenzelle sind die während der Teilung vor sich gehenden Veränderungen erst ein einziges Mal studiert worden, und zwar von Wallengren (236). Da seinen Beobachtungen, wie wir bei Besprechung der Lenhossék-Henneguyschen Hypothese sehen werden, die größte theoretische Bedeutung zukommt, so möchte ich sie hier in Zusammenfassung schildern. Ich möchte hierbei von dem in dieser Arbeit eingehaltenen Prinzip, die eigenen Untersuchungen am Schluß der Literaturangaben zu bringen, abweichen und dieselben gleich mit denen Wallengrens besprechen, da sie in den meisten Punkten mit den seinigen zusammenfallen und so eine Wiederholung vermieden werden kann.

Ich habe geschildert, daß es eine langumstrittene Frage war, ob Flimmerzellen sich überhaupt teilen könnten. Das einzige Objekt, bei dem eine Mitose bisher lückenlos verfolgt wurde, ist die Kiemenflimmerzelle von *Anodonta*, das Objekt Wallengrens. Ich selbst kann an diesem alle wesentlichen von Wallengren gemachten Beobachtungen bestätigen (Fig. 7). Ferner fand ich hunderte von Mitosen in den Typhlosoliszellen des gleichen Tieres (Fig. 18—21) und zahlreiche in den Lebergängen von *Helix pomatia* (Fig. 8 und 13). Meine Präparate stammen alle von im letzten Frühjahr abgetöteten, völlig gesunden Tieren. Alle Teilungen verlaufen im Prinzip völlig gleichmäßig. Das günstigste Objekt zu ihrem Studium ist unstreitig das Wallengrens, da seine Zellen breiter sind als die andern. In der Typhlosolis finden sich besonders häufig die Teilungsfiguren in den schmalen Zellen, doch kommen sie bisweilen auch in den breiten vor. Nach Wallengren und mir verläuft die Mitose also: In der Nähe der Basalkörper liegt ein kleines Körnchen, das Wallengren stets als Doppelkörnchen (l. c. Fig. 1—4), mir in manchen Fällen als einfaches Körnchen (Fig. 1 und 7) und in manchen als Diplosom

(Fig. 11 und 12) erschien. Wallengren sah es etwa in der Höhe der Basalkörper, ich etwas tiefer in der Zelle liegen. Es gelang Wallengren nicht, mit Sicherheit nachzuweisen, ob vom Diplosom aus ein Fädchen, eine sogenannte Centralgeißel, ausgeht, doch glaubt er eher dies verneinen zu müssen. Anfangs glaubte ich mit Sicherheit ein solches Gebilde zu erkennen. War ein »Diplosom« in der Nähe der seitlichen Zellgrenzen gelegen und oberhalb desselben der Flimmerapparat etwas unterbrochen, so erschien tatsächlich die letzte, über ihm befindliche Geißel bisweilen stärker gefärbt als die übrigen Cilien. Ein solches Verhalten bildet Apathy (5) (Fig. M.) ab, der, wie ich glaube, durch diese Beobachtung veranlaßt, zur Aufstellung gesonderter Namen für diese, wie er glaubte, zusammenhängenden Gebilde — »Zwischenkörperchen und Zwischenhärchen« — veranlaßt wurde. Ich möchte dies aber für eine Täuschung halten. Gewiß ist das Diplosom dann besonders gut sichtbar, wenn es abseits der Basalkörper und Faserwurzeln liegt. Die letzte Cilie der Zelle, die da leicht in eine Länge mit ihm fallen kann, erscheint, da sie sich frei abhebt, im Gegensatz zu den übrigen zusammenstehenden dunkler gefärbt, weil ihr Untergrund heller ist. Schwer ist es nun zu sagen, ob sie tatsächlich dünner als die übrigen Cilien ist, wie Apathy vermutet, denn Apathys Beobachtung kann sich sowieso nur auf die Zellen mit dünnen Cilien beziehen, wo ein Entscheid über die Dicke, wie ich glaube, wegen der Feinheit der Elemente schwer möglich ist. Auf Grund dessen glaube ich, daß Apathys Darstellung auf einem Irrtum beruht und er lediglich ein Diplosom gesehen hat, über dem sich zufällig eine von den übrigen etwas gesonderte Cilie befand. Das »Diplosom« trägt nach meiner Auffassung nie ein Härchen. Dieses Diplosom leitet die Teilung ein. Zuerst vergrößert es sich beträchtlich, wie dies Wallengren und ich mehrfach beobachten konnten (Fig. 19), und rückt dabei gegen den Kern zu. Eine solche Größenzunahme des Centrosoms ist sonst nichts Seltenes, und Erlanger, R. Hertwig (107) u. a. haben uns eine solche mehrfach geschildert. In diesem ersten Stadium ist meist der Wimperapparat einschließlich der Faserwurzeln

Fig. M.



Cilienschema der Typhlosolis-Zelle. (Nach Apathy.)
ci = Cilie.
zwh = Zwischenhärchen.
zwk = Zwischenkörperchen.
ek = Endknöpfchen.
bk = Basalkörperchen.
sa = Cuticularsaum.
ls = Fibrillenstrahl.

noch erhalten. (Fig. 19.) Ob die Cilien abgestoßen oder resorbiert werden, konnte weder WALLENGREN noch ich entscheiden. Ich glaube eher an letzteren Fall. Fig. 19 zeigt, wie der größte Teil der Cilien schon verschwunden ist und nur noch zwei bestehen, die verkürzt erscheinen. In diesem Stadium hat sich die Zelle nach unser beider Beobachtungen (W. Fig. 4 und 8, ego Fig. 19) von ihrer Basis abgehoben und ist in ihrer Mitte etwas gegen die Nachbarzellen vorgewölbt. Das Plasma bekommt einen mehr grobschaumigen Charakter. Das Ganze ist eine Turgescenzerscheinung, die nach REINKES [zitiert nach GURWITSCH (80)] Vorgang ja typisch für Mitosen ist. Das Kernkörperchen hat sich inzwischen aufgelöst und der Fadenknäuel gebildet (Fig. 20). Durch immer größere Turgescenz schwillt nun die Zelle immer mehr an, um bisweilen fast Kugelgestalt anzunehmen. Dieses Stadium dauert so lange, bis die beiden neuen Kerne gebildet sind. Um diese Zeit löst sich, wie WALLENGREN besonders genau beobachten konnte, der Wimperapparat gänzlich auf. Erst verschwinden die Cilien, dann verlieren die Basalkörper ihre scharf umschriebene Form, endlich löst sich der ganze Zellsaum auf. Hiermit hat die Zelle ihren festigenden Bestandteil verloren und kugelt sich ganz ab. Die Resorption der Faserwurzeln, die nun einsetzt, beginnt nach meinen Beobachtungen an verschiedenen Stellen zugleich, und manchmal erschien es mir, daß, als bereits die Chromosomen sich gespalten hatten, noch immer Reste des anscheinend ziemlich widerstandsfähigen Endfadens im Plasma sichtbar gewesen wären. Unter Verkleinerung und Bildung einer Strahlung rückt das Diplosom dem Kern zu, wie uns schon WALLENGREN beschrieb. Seine Teilung erfolgt nach meiner Beobachtung (Fig. 20) ähnlich, wie M. FARLAND [zit. nach GURWITSCH (80) (S. 276)] die Teilung des Diaululacentrosoms schildert. Die beiden Körperchen rücken etwas auseinander, nur noch durch einen deutlichen elliptischen Ring verbunden, dabei sendet das ganze Gebilde ins Plasma eine intensive Strahlung. Nach WALLENGREN läßt sich nun verfolgen, wie die beiden geteilten Körperchen an die beiden Spindelpole rücken. Dort betätigen sie sich bei der Teilung als echte Centrosomen. WALLENGREN erschien es, als ob bisweilen (l. c. Fig. 9) das eine Centrosom ein Doppelkörnchen darstelle, während ich stets nur ein einfaches Centralkörperchen vorfand. (Fig. 13 und 21.) Die Auflösung des Kerns konnte WALLENGREN genau verfolgen. Sie geschieht unter Vergrößerung desselben. Nun werden die Chromosomen in typischer Weise geteilt. Über die Richtung der Teilung sagt WALLENGREN (l. c. S. 381): »In bezug auf die

Stellung der Kernspindel im Kiemenepithelium der Muscheln möchte ich sagen, daß sie unter den von mir beobachteten vielen Tausenden von Mitosen beinahe immer paratangential war. Nur sehr selten nahm die Kernspindel eine schräge Stellung ein, und nur zweimal habe ich eine senkrechte Orientierung beobachtet . . . Die beiden Schwesterzellen kommen Seite zu Seite und auf derselben Höhe im Epithel zu liegen.« Nicht mit solcher Regelmäßigkeit geht die Teilung bei meinem Objekt vor sich. Auf Querschnitten durch die Typhlosolis sieht man sowohl eine Teilung nebeneinander als untereinander, letzteres in dem Sinne, daß die sich teilenden Zellen in verschiedenen Ebenen liegen, sich die Teilung also in der Längsrichtung des Darmverlaufs vollzogen hat. Endlich können alle möglichen Schrägteilungen (Fig. 13 und 21) eintreten oder gar solche, die die Zellen in proximale und distale Teilstücke zerlegen. Die häufigste Art ist allerdings die zuerst angegebene. Fragen wir uns nach dem Grund der verschiedenen Teilungsrichtungen, so erscheint mir für ihre Erklärung folgendes Moment geeignet: Es ist von vornherein natürlich, daß die sich teilenden Zellen bestrebt sind, in gleiche Höhe zu kommen. Dies können sie nur erreichen, wenn sie sich durch Turgescenz den nötigen Raum den Nachbarzellen gegenüber verschaffen können. Bei Zellen nun, die ein so lockeres Gefüge wie die Kiemenzellen haben, kann die Quellung den Seitendruck leicht überwinden. Anders bei den Darmepithelien, die, wie schon an andrer Stelle gezeigt wurde, sehr wechselnden Druckkräften ausgesetzt sind. Ist hier der Seitendruck zu groß, als daß er durch Turgescenz überwunden werden könnte, so wird eben der Zelle eine andre Teilungsrichtung aufgenötigt. Veränderungen in der Statik des die Zellen stützenden Bindegewebes oder Dichtigkeitsschwankungen der im Darmlumen befindlichen Flüssigkeit können hierzu Anlaß geben. Es ist bezeichnend, daß auch an einem andern Darmepithel, nämlich dem von Brasil (22) beschriebenen Polychätendarm solche, man möchte sagen, widersinnige Teilungen beobachtet wurden. Über das Plasma läßt sich zur Zeit der Chromosomenteilung nur sagen, daß es durch stete Wasseraufnahme immer heller erscheint. Nur an dem der Zelloberfläche zugewendeten Teil sieht man eine dunkle Wolke (W. Fig. 11, ego Fig. 7 und 21). Sie ist der Ausdruck des aufgelösten basalen Flimmerapparates. Die Neubildung der Kerne war an der Typhlosolis nur in ganz seltenen Fällen zu sehen und da nur äußerst undeutlich. Ich gebe deshalb hierfür eine den Lebergangzellen der Schnecke entnommene Abbildung (Fig. 13) und folge in diesem Punkt im übrigen in der Darstellung

hauptsächlich Wallengren. Nach dem Auseinanderrücken der Chromosomen schnüren sich die beiden Zellen in der Mitte immer mehr ein, so daß zwei Halbkugeln entstehen. Fortschreitend werden aus diesen zwei kugelförmige Gebilde (l. c. Fig. 14—19). Die Chromosomen ordnen sich um die Centrosomen als bohnenförmige Gebilde, die in ihrer Einbuchtung die Centralkörper einschließen (ego Fig. 13). Aus dem anfangs mehr diffus tief dunkel gefärbten Chromatin ordnen sich immer mehr die chromatischen Kernschollen (l. c. Fig. 24, 25), bis endlich sich das Kernkörperchen bildet (l. c. Fig. 23, 20, 21 und ego Fig. 18). Mit diesem Vorgang fällt das Rückwandern des Centrosoms an seinen Ausgangspunkt zusammen (W. Fig. 15 und 24, ego Fig. 18). Nach Wallengren entwickelt es hierbei eine Strahlung und kann auch als Diplosom auftreten; ich sah es gleichfalls als Doppelkörnchen. Zwei wichtige Momente sind um diese Zeit zu beobachten: 1. die Ausscheidung eines sogenannten Zwischenkörpers und 2. die Neubildung des Flimmerapparates. Nach Wallengren ververläuft ersterer Vorgang folgendermaßen (l. c. S. 412): »Ein ziemlich großer Zwischenkörper entsteht bei der Zelldurchschnürung durch Zusammendrängen oder Verschmelzung körnchenartiger Verdickungen an den äquatorialen Teilen der Verbindungsfasern.« (l. c. Fig. 16, 17, 18, 14, 19, 15, 20—24.) »Er wird bei der hauptsächlich von unten stattfindenden Zelleinschnürung mit dem Spindelfaserbündel nach außen verschoben. Es bildet sich, vielleicht infolge osmotisch wirkender Stoffwechselprodukte, die möglicherweise im Zwischenkörper angehäuft sind, in der Nähe der Zwischenkörper ein intercellularer Flüssigkeitsraum. Der Zwischenkörper wird wahrscheinlich infolge dieses Auseinanderweichens der Zellwände in zwei Hälften getrennt. Er geht zuletzt in diesem Raum zugrunde.« Der Geißelapparat bildet sich also: Wallengren und ich sahen, daß erst ein Zellsaum entsteht, an dessen Basis sich die Basalkörper aus dem Plasma herausdifferenzieren. (l. c. Fig. 12, 15, 19, 20, 24.) Von ihnen aus bilden sich dann fortschreitend einerseits die Zwischenstücke der Cilien (l. c. Fig. 22, 21, 23), andrerseits die ersten Anlagen der Faserwurzeln, und zwar nach Wallengren schon zu einer Zeit, da die Basalkörper noch nicht ihre definitive Größe erreicht haben. (l. c. Fig. 22.) Endlich treten ganz plötzlich — wie, entzog sich unser beider Betrachtung — die Cilien auf. Für das Folgende ist wichtig, daß sich hier, wie schon bei der Prophase zu beobachten war, zeigt, daß das Diplosom keinerlei Be

ziehungen zum basalen Wimperapparat aufweist. Ja, ich konnte feststellen, daß Cilien, Basalkörper und selbst Faserwurzeln zu einer Zeit schon in völlig normaler Größe ausgebildet sein können, da das Diplosom noch tief unten in der Zelle steckt (Fig. 18). Daß mit der Bildung der definitiven Bestandteile der Zelle auch ihre ursprüngliche Gestalt sich durch Abnahme des Turgors formt, braucht nicht weiter erwähnt zu werden.

C. Die Henneguy-Lenhosséksche Theorie.

a) Einleitung.

Fast gleichzeitig, sicherlich aber unabhängig voneinander, haben Henneguy (100) und Lenhossék (151) im Jahre 1897 eine Theorie ausgesprochen, die im wesentlichen darin gipfelt, Flimmerzellen und Spermatozoen seien genetisch insofern analoge Gebilde, als die Basalkörper vermutlich Centrosomen, die Cilien dem Spermatozoenschwanz zu vergleichen seien. Ganz verschieden waren die Ausgangspunkte beider Forscher. Ich will diese in kurzem hier schildern.

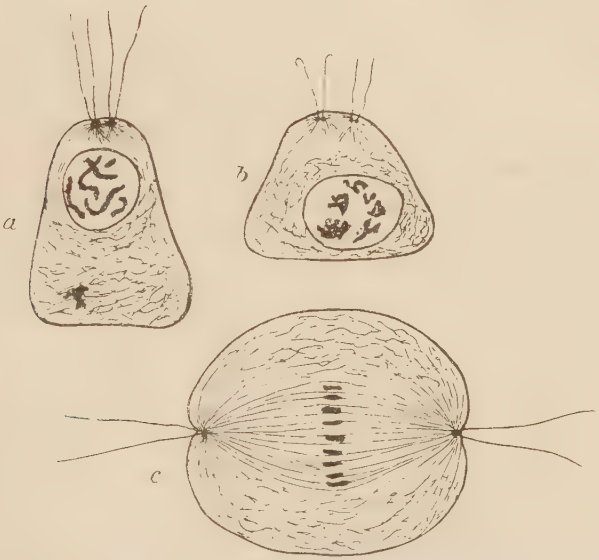
b) Henneguys Ausführungen.

Henneguy (100) beschreibt die Spermatocyten des Lepidopteren *Bombyx mori* etwa also: In den dreieckigen kantengerundeten Spermatocyten sitzen an einer der Kanten vier Körnchen, die zu zweit beisammenstehen. Jedes trägt ein feines, aus der Zelle vorragendes Härchen. Um jedes Körnchen ist eine Strahlung zu bemerken. (Fig. N*a* und *b*.) Bei der Teilung der Zelle rücken die Paare, der Oberfläche der Zelle entlang folgend, auseinander und treten so unter Beibehaltung ihrer Fäden an die Pole, wo sie als Centrosomen wirken. (Fig. N*c*.) Daß die Körnchen Centrosomen seien, darüber besteht kein Zweifel; es fragt sich nur, ob die Fortsätze echte Cilien seien. Henneguy konnte an ihnen im Leben keine Bewegung wahrnehmen, glaubt aber dies darauf zurückführen zu müssen, daß die Bildungen in diesem Zustand eben noch so »embryonal« seien, daß sie zu eignen Bewegungen nicht fähig seien. Gesetzt den Fall, meint Henneguy, daß sie Cilien vergleichbar wären, so könnten wir speziell zwischen den sich teilenden Spermatocyten und den Zellen der Typhlosolis von *Anodonta* folgende Parallele ziehen:

Faden = Cilie,
Centrosom = Basalkörper,
Spindelfaser = Faserwurzel.

Es könnten demnach die Centrosomen kinetische Centren sowohl für äußere (Flimmerbewegung) als für innere Vorgänge (Mitose) sein. Verstärkt wurde diese seine Auffassung durch eine eben erschienene Darstellung Webbers (238) über die Entwicklung der Antherozoiden von *Zamia*, die, wie ich hier gleich bemerken möchte, mir auf der hiesigen Staatsbibliothek leider nicht zugänglich war. Bei *Zamia* sondern sich in den Antherozoiden nach Henneguys Referat zweierlei Centrosomen. Die einen besorgen weiterhin die Teilung, die andern

Fig. N.



Spermatocyten von *Bombyx mori*. *a* mit Centrodesmose der Diplosomenpaare, *b* mit auseinanderrückenden Diplosomen, *c* in Teilung mit vollständigen Diplosomen. (Nach Henneguy.)

beteiligen sich nicht an ihr, sondern dienen ausschließlich cilienähnlichen Fortsätzen zum Ansatzpunkt. Hier hat also die Arbeitsteilung eingesetzt, im Gegensatz zum ersten Fall. So haben wir schon dreierlei verschiedenes Verhalten der Centrosomen:

1. Sie sind nur Teilungsorgan (gewöhnlich).
2. Sie dienen zugleich als Teilungsorgan und als Cilienstütz- bzw. -erregungsorgan. (Spermatocyten von *Bombyx*.)
3. Sie teilen sich, bevor sie in einer Zelle diese beiden Funktionen verrichten, um entweder der Teilung oder der Bewegung sich dienstbar zu machen. (Antherozoiden von *Zamia*.)

Als 4. kommt hinzu:

4. Sie dienen ausschließlich der Flimmerung als Basalkörper und haben vollständig die Teilungsfunktionen verloren. (Typhlosolis von *Anodonta* und übrige Flimmerzellen.)

Letztere Behauptung begründet er damit, daß nie jemand in Flimmerzellen weder Centrosomen gefunden noch auf die Anwesenheit solcher deutende Teilungen entdeckt habe.

c) Lenhosséks Ausführungen.

Lenhossék (151) stützt sich etwa auf folgende Beweisgründe: Basalkörper und Centrosomen haben große morphologische und färberische Ähnlichkeit und liegen in Epithelzellen an ähnlichen Stellen, nämlich oberflächlich. Flimmerzellen besitzen Basalkörper, doch nie gesonderte Centrosomen (was besonders klar an den von ihm beschriebenen Nebenhodenzellen zutage tritt, bei denen stets eine Flimmerzelle mit einer flimmerlosen alterniert), sie teilen sich nie mitotisch, also ist es sehr wahrscheinlich, daß eben in Flimmerzellen das Centrosom ganz und gar dem Flimmerapparat sich dienstbar gemacht hat und somit seiner Aufgabe bei der Teilung untreu geworden ist.

d) Gründe für und wider die Theorie.

Die meisten in der Folgezeit erschienenen Arbeiten nehmen in irgend einer Weise Stellung zur Henneguy-Lenhossékschen Theorie, ohne daß eigentlich besonders viele Beweisgründe für oder wider erbracht worden wären. Ich will versuchen, das, was sich zu ihren Gunsten oder Ungunsten anführen läßt, hier näher aufzuführen.

Der Einfachheit wegen stelle ich hier die an Metazoen gemachten Beobachtungen voraus, da diese einesteils den Ausgangspunkt der Theorie bilden und andrerseits viel leichter zu deuten sind als die an Protozoen gemachten.

Lenhossék bezeichnet als ein besonders auffallendes Merkmal der ruhenden Flimmerzellen den Mangel an eigentlichen Centro-

Tabelle II.

Centralkörper in ruhenden Zellen, bes. Epithelien.

1. Wirbellose Tiere.

Mollusken.

Anodonta . . .	Kiemen	Flimmerzellen	Centralkörper	Wallengren (236)

Tunikaten.

Salpen	Pharyngealhöhle, Kloakenhöhle, Äußere Körperoberfläche		Centralkörper	Ballowitz (10), (250)

2. Wirbeltiere.

Acranier.

Amphioxus . .	Epidermiszelle		Centrosom mit Strahlung	Joseph (125)

Cyclostomen.

Petromyzon fluviatilis . .	Obere Partie der Kiemenhöhle, Thyreoidea, Darmkanal	Flimmerzellen	Einfache oder Doppelkörnchen	Studnička (222)
Myxine . . .	Harnleiter	Bürstenzelle	Centralgeißelapparat	Joseph (125)

Pisces.

Acanthias-Embryo . . .	Niere	Bürstenzelle	Diplosom	Joseph (125)
Torpedo . . .	»	Nackte Zelle	Centralgeißelapparat	»
» . . .	Harnleiter	» »	»	»

Amphibien.

Salamandra mac. Larve v. 3 cm.	—	Flimmerzellen	Einfaches oder Doppelkorn mit Hof	Studnička (222)
Salamandra mac.	Zungenepithel	«	Centrosom	»
»	Harnkanälch.	Bürstenzellen	Diplosom mit Centralgeißel	Meves (165)
»	Oesophagus	Flimmerzellen	Diplosom	Fischel (52)
»	Leucocyten	—	Centrosomen	Heidenhain (87, 97)
»	—	—	»	Flemming (58)
Salamanderlarve	Oesophagusepithel	Becherzellen	Centralgeißelapparat	Joseph (125)
Urodelenlarven	Oesophagus	Flimmerzellen	Centrosomen	Eismond (43)
Proteus . . .	Harnleiter	—	»	Heidenhain (90)
» . . .	Niere	—	»	»
» . . .	»	Bürstenzellen	Centralgeißelapparat	Joseph (125)
Siredon . . .	»	»	»	»

Vögel.

Entenembryo . . .	14 versch. Zellarten		Centrosomen	Heidenhain u. Cohn
Hühnerembryo . .				Heidenhain (98)

Säugetiere.

Maus	Vas epididymidis	Secretzellen	Centrosomen	Fuchs (65, 66)
»	Coni vasculosi	Stäbchenzellen	»	» (66)
» (weiße) .	Nebenhoden	Flimmerzellen	Diplosomen	Holmgren
Ratte » .	»	»	Centralkörper	Henry (103)
Kaninchen . .	Harnkanälch.	—	Centralgeißelapparat	Zimmermann (243)
» . .	Uterus trächt.	—	Mikrocentrum	Heidenhain (90)
» . .	Knochenmark	Riesenzellen	Centralkörperballen	» (89)
Meerschweinchenembryo	Ependym	Nicht flimmernd	Centrosomen	Fuchs (66)
» 10 Tage	»	»	Zwei Centralgeißelapparate	»
Katze	Ductus epididymidis	Secretzellen	Centralkörper	
Homo	Drüsenausfuhrgänge	—	Centrosomen	Heidenhain (90)
» . . .	Vasa efferentia	Flimmerzellen	Diplosomen	Ikeda (118)
»	Coni vasculosi	Secretzellen	Centralgeißelapparate	Fuchs (66)
»	Vas epididymidis	»	Diplosomen	»
»	Vas epididym.	»	»	Ikeda (118)
»	Corpus »	»		Gurwitsch (79)
»	Nebenhoden	Flimmerzell. (?)	Centrosomen	Zimmermamn (244)
»	Darmepithel d. Colon	Stäbchenzellen	Diplosomen mit Sphäre	»
»	Ureterepithel Enge Schläuche d. Hypophysis Gesch. Plattenepith.	—	Centrosomen mit Astrosphäre	Zimmermann (244)
»	Nierenkanälchen m. Ausn. der Sammelröhrchen Pancreasausfuhrgänge Samenblasen	—	Centralgeißelapparat	Zimmermann (244)
»	Magen	—	Centrosomen	Heidenhain (93)
»	»	—	»	» (97)

somen. Es ist dies für ihn so merkwürdig, da er stillschweigend Anhänger der Lehre von der Ubiquität der Centrosomen in ruhenden Gewebszellen ist. Betrachten wir aber eben diese Voraussetzung, so finden wir, daß ihre Richtigkeit noch vielfach bestritten wird. Ich kann hier nicht auf die Lehre von der Ubiquität der Centralkörper überhaupt eingehen und möchte deshalb hier vorerst nur die Centrosomenfrage in ruhenden Epithelien, besonders cylindrischen, und in Flimmerepithelien erörtern. Als erstes möchte ich eine Tabelle (S. 362—364) derjenigen Angaben und Objekte zusammenstellen, die nach der Lehre der Anhänger der Ubiquität Centralkörper in ruhenden Epithelien darstellen.

Gebilde, die man als Centrosomen deuten kann in Form von Diplosomen, fand ferner ich selbst auf, und zwar

1. in den cilientragenden Zellen der *Anotonda*-Typhlosolis. (Fig. 1, 11 und 12.)
2. in den cilientragenden der Vasa efferentia des Meerschweinchens. (Fig. 5 und 6.)
3. in den cilientragenden *Anodonta*-Kiemenzellen. (Fig. 7.)

Die oben angeführte Tabelle ist sicher sehr unvollständig und ließe sich wohl durch zahlreiche Angaben vermehren. Es war mir mit ihr nur darum zu tun, zu zeigen, daß in den allerverschiedensten Zellen ähnliche Gebilde aufgefunden wurden. In der Deutung freilich gehen die Ansichten sehr auseinander. Es sei nur an zwei Extreme erinnert: Fischer (54) ist allen mit Eisenhämatoxylin dargestellten Gebilden gegenüber — und nur mit dieser Methode konnten bisher so ungemein feine Verhältnisse eingehender studiert werden — so skeptisch, daß er selbst mit Astrophäre versehene Körnchen zuweilen als Kunstprodukte ansehen will, wogegen Heidenhain (88, 89, 97, 98) auf dem Befund stark sich färbender Doppelkörnchen in embryonalen Vogelgeweben seine ganze Lehre der centrierten Radien erstmals aufbaut. Ein zweiter komplizierter Punkt ist der, daß in der Auffassung der Centrosomen die einzelnen Forscher sehr weit auseinandergehen. Während die einen alle möglichen, auch nur einigermaßen Strahlungsfiguren ähnlichen Gebilde als Centrosomen auffassen — selbst Gebilde, wie das wahrscheinlich als Stützorgan funktionierende Skelett der Leukocyten (Heidenhain 88 und 97) und die Strahlungen des Salpenepithels (Ballowitz 9 und 10) werden hierher gerechnet —, fordern andre von den betreffenden, daß sie erst durch Mitwirken bei der mitotischen Teilung ihren centrosomalen Charakter beweisen. Die einen schreiben den Centralkörpern alle

möglichen Funktionen zu, die andern nur die der Teilung, und es ist vielleicht nicht ohne Interesse, daß die Verschiedenheit der Auffassung sich fast vollkommen mit der der Fakultät deckt und Anatomen von Zoologen trennt. Betrachtet man, ohne sich vorerst einer der beiden Parteien anzuschließen, die oben gemachten Angaben, so fällt folgendes auf: Zunächst handelt es sich fast stets um Objekte, die nur mit der Vorsicht erheischenden Eisenhämatoxylin-Färbung zur Darstellung gebracht wurden. Dies macht es sehr wahrscheinlich, daß es sich in zahlreichen Fällen um Verwechslungen mit einfachen Granulationen handeln kann. Wenn man aber trotzdem für manche Fälle echte, von Granulationen unterschiedene Körperchen zugibt, so fragt sich immer noch, ob ihnen centrosomaler Charakter zuzusprechen ist. Was ihre Lage betrifft, so fanden sie die meisten Autoren, speziell in Cylinderepithelien, nahe der Zelloberfläche, die einen über, die andern unter der Höhe der Schlußleiste, nur wenige, wie z. B. Studnica (222), verlegen sie regelmäßig in die Mitte zwischen Zelloberfläche und Kern. Sie bestehen entweder aus einem einfachen oder, was viel häufiger ist, aus einem Doppelkörnchen. Das einfache oder doppelte Körnchen kann sowohl in die Zelle hinein als aus ihr hinaus als auch nach beiden Seiten ein feines Fädchen schicken. Körnchen mit nach außen gerichteten Fäden nennt man zusammen Centralgeißelapparat. In wie vielen Fällen es sich um einfache Körnchen und in welchen es sich um einen Centralgeißelapparat handelt, läßt sich schwer sagen. Tatsache ist, daß letzterer ein anscheinend sehr wenig widerstandsfähiges Gebilde von ungemeiner Feinheit ist, von dem Heidenhain (97 sagt, daß seine »Konservierung und Beobachtung zu den schwierigsten Aufgaben der Mikroskopie gehört«. Ob die Centralgeißel beweglich sei, konnte selbstverständlich bei der Feinheit des Objekts noch nicht festgestellt werden. Mit echten Cilien scheint sie nichts zu tun zu haben, denn, wenn sie beweglich wäre, was aber ziemlich unwahrscheinlich ist, so könnte diese Beweglichkeit wegen ihrer großen Feinheit doch von keinerlei Nutzen sein. Eher ist deshalb wohl anzunehmen, daß sie, die ja durch den geringsten Flüssigkeitsstrom alteriert werden muß, nur passiv hin und her flottiert. Es würde dieses Verhalten an das der sogenannten Eingeißelzellen, die Kupelwieser (140) beschrieb, erinnern. Auch von diesen ist es ja fraglich, ob sie Cilien zuzurechnen sind. Auch färberisch ist die Centralgeißel von der Cilie verschieden, da sie in ihrer ganzen Länge gleich stark sich färbt, somit höchstens dem Cilienachsenfaden zu vergleichen wäre. Be-

zeichnend ist, daß der Centralgeißelapparat wohl ausschließlich in secernierenden oder wenigstens in den Sekret führende Kanäle umgebenden Zellen (Harnkanälchen, Leber- und Pankreasausführgänge usw.) vorkommt. Zimmermann (zitiert nach Heidenhain, 97) glaubt deshalb, daß nur übrigbleibe, »an die Möglichkeit zu denken, daß die zarte Geißel als eine Art Sinnesorgan der Zelle wirkt, d. h. daß Veränderungen in der Zusammensetzung des im Drüsenlumen befindlichen Secretes einen Reiz auf die Geißel und durch deren Vermittlung auf die Zelle selbst ausüben, wodurch die Secretion qualitativ oder quantitativ beeinflußt werden könnte«. Lassen wir dieses dahingestellt und wenden wir uns zur Teilung: Es ist mir nur ein einziger Fall einer Teilung einer Centralgeißelzelle bekannt. Ihn hat Joseph (124) im Epithel des Oesophagus der Larve von *Salamandra maculosa* aufgefunden. Nach seiner Darstellung rückt in den Becherzellen — denn aus diesen stammt der Befund — der Centralgeißelapparat bei Beginn der Teilung herab, also dem Kern zu, wobei er sich vergrößert. Bei der Spaltung der Chromosomen beteiligt er sich als echtes Centrosom an den Spindelpolen. Diesen Befund können wir unbedingt dem gleichstellen, was Henneguy (100) an den Spermatocyten von *Bombyx* sah. Schenkt man dieser einen Angabe Josephs Glauben, so kommt man etwa zu folgendem Schuß: Der Centralgeißelapparat ist ein echtes Centrosom, das aber anscheinend nur noch sehr selten das Teilungsgeschäft besorgt.

An der Identität von Centralgeißelapparat und Diplosomen wird wohl im allgemeinen nicht gezweifelt, gibt es doch alle erdenklichen Übergänge zwischen beiden. Dennoch möchte ich auch ihre Verwandtschaft mit den Centrosomen getrennt besprechen. Vor allem fällt auch hier auf, daß sich die betreffenden Zellen ungemein selten teilen. Man muß es deshalb wohl als verfrüht ansehen, daß über die Natur der Diplosomen von manchen bereits ein abschließendes Urteil gefällt wurde, bevor man ihr Verhalten bei einer Teilung gesehen hatte, bevor man ihre Genese kannte und bevor man auch nur den leisesten Anhaltspunkt ihrer Funktion besaß. Es gibt meines Wissens nur fünf Angaben über ihr Verhalten bei der Teilung, und von ihnen betreffen drei gerade merkwürdigerweise Flimmerzellen. — Heidenhain (88) stellte in ruhenden roten Blutkörperchen zwei bis drei Körnchen dar, die mit beginnender Teilung an die Spindelpole rückten. Der ganze Vorgang der Teilung konnte von ihm so lückenlos beobachtet werden, daß man nicht zaudern kann, diesen Körnchen tatsächlich centrosomalen Charakter zuzusprechen.

Ballowitz (250) fand an den Zellen des Pharyngeal- und Kloakenepithels von *Salpa punctata* alle Übergänge von ruhenden Diplosomen zu echten, an den Spindelpolen wirkenden Centrosomen (l. c. T. XI).

Zimmermann (244) bildet eine Reihe von Oberflächenepithelzellen des menschlichen Magens ab. Alle von ihnen, die ruhen, tragen ein Diplosom nahe der Oberfläche, eine einzige Zelle, die sich teilt, besitzt kein solches. Daraus wäre anzunehmen, daß es in die an den Spindelpolen befindlichen Diplosomen übergegangen wäre. Zimmermanns Befund ist aber deshalb nicht eindeutig, da sich die Chromosomen an der Stelle befinden, an der sonst die Diplosomen lagern, und man könnte sich vorstellen, daß letztere zwar vorhanden, von ersteren aber zugedeckt seien.

Jeleniewski (122) sagt: »Die in den secernierenden Zellen der Vasa efferentia und in dem Epithel des Nebenhodens vorhandenen Diplosomen haben mit den an den Polen der achromatischen Spindel der sich fortpflanzenden Zellen sichtbaren Körperchen (Centrosomen) nichts gemein«. Diese Angabe Jeleniewskis, die er durch eine beigegebene Figur erläutert, in der tatsächlich außer den an den Spindelpolen befindlichen Centrosomen noch zwei distinkte abseitsliegende Körnchen sichtbar sind, steht in vollem Gegensatz zu dem, was Wallengren (236) und ich selbst beobachtet haben. Wir haben beide, wie oben erwähnt, lückenlos das Herabwandern der Diplosomen an die Spindelpole verfolgen können. In anbetracht dessen, daß Jeleniewski (122) nur ein einziges, ziemlich unklares Bild vor Augen hat, möchte ich die Vermutung aussprechen, daß er sich getäuscht hat. Es ist

1. möglich, daß er keine eigentliche Flimmerzelle vor Augen hatte, denn im Anfangsteil des Nebenhodens gibt es auch flimmerlose Zellen;
2. daß er doch in diesem Fall Granulationen für Centrosomen gehalten hat;
3. daß er einen Teil einer höher- oder tiefergelegenen, sich nicht teilenden Zelle mit angeschnitten habe, deren Centrosomen er irrtümlich in die sich teilende versetzte. Nach all dem, da Wallengren und mir hunderte von Mitosen zum Studium dienten, halte ich es für erwiesen, daß das Diplosom in Flimmerzellen als Teilungsorgan zu wirken imstande ist, also ein echtes Centrosom darstellt.

Damit ist auch der Einwand Lenhossék's (151) erledigt, der behauptet, in echten ruhenden Flimmerzellen würden keine Centrosomen vorkommen und echte Flimmerzellen könnten sich nicht teilen. Desgleichen ist der Einwand widerlegt, der Diplosomen überhaupt vollständig ihre centrosomale Natur abspricht. Das aber bleibt sicher bestehen, daß uns die außerordentliche Seltenheit der Teilung von Flimmerzellen darauf schließen läßt, daß die Diplosomen im allgemeinen eine andre Rolle als die der Teilung auszufüllen haben. Ihre konstant hohe Lage in Flimmerzellen und flimmerlosen Epithelien spricht vielmehr dafür, daß ihnen hier eine Aufgabe der Vermittlung zwischen Außenwelt und Zelle zukommt. Welcher Art diese sei, erscheint mir vorläufig nicht erweisbar. Ebenso möchte ich mich auf Grund meiner Befunde einer weiteren Deutung nicht anschließen, ich meine die Lehre von der Ubiquität der Centrosomen in ruhenden Zellen. Solange wir mit Methoden, die uns nicht eine spezifisch differente Centrosomenfärbung erlauben, an unsre Aufgabe gehen müssen, und solange die von uns färberisch dargestellten Körperchen mit keiner tieferen Vorstellung von ihrer Bedeutung versehen werden können, erscheint es mindestens als überflüssig, sich über solche Hypothesen zu verbreiten[1]).

[1]) Vielleicht darf ich hier eine rein technische Bemerkung einfügen. Die meisten Autoren benutzten zur schärferen Darstellung der Centralkörper Eisenhämatoxylin mit Kontrastfarben, und zwar hauptsächlich Bordeaux oder Rubin. Ich kann auf Grund eigener Erfahrung sagen, daß Bordeaux nicht günstig ist. Man muß bei ihm nur soweit extrahieren, daß Centrosomen sowohl wie Granula noch ziemlich gefärbt sind, und Bordeaux hat lediglich den Zweck, letztere zuzudecken. Es setzt aber auch die Schärfe des Centrosoms herab, und so kann leicht ein E. H. wegen seiner Größe nicht gern hergebendes Granulum mit dem Centrosom verwechselt oder für ein solches gehalten werden. Extrahiert man E. H. so stark, daß es den Granulis so gut wie ganz entwichen ist, so hat das Centrosom gleichfalls so viel Farbe hergegeben, daß es zwar ohne Bordeaux sichtbar, mit demselben aber durch die Bordeauxdeckung fast nicht zu erkennen ist. Deshalb empfiehlt sich mehr die starke Extraktion ohne dasselbe, wodurch ausgeschlossen ist, daß Granula für Centrosomen gehalten werden. Das Centrosom tritt dann an den allerbesten Präparaten zwar nicht tief gefärbt, aber doch deutlich in seiner Eigenform umschrieben aus dem umgebenden Plasma. Von den Deckfarben wurde mit großem Erfolg nur Lichtgrün angewendet. Extrahiert man so weit, daß die Granula kaum mehr gefärbt sind und läßt es dann einwirken, so deckt es diese vollständig zu. Die Färbung des Centrosoms scheint es nicht nur nicht zu verdecken, sondern seine Schwärze eher noch zu steigern. Das ziemlich starke Extrahieren ergibt natürlich, daß sehr oft das Diplosom auch vollständig entfärbt wird. Errät man aber den äußersten zulässigen Grad, so gibt es Bilder von ungeahnter Deutlichkeit.

Zur Henneguy-Lenhossékschen Theorie zurückkehrend, möchte ich die Teilungskriterien erörtern. Gerade das Fehlen der mitotischen Teilungen hat bekanntlich beide Forscher veranlaßt, daran zu glauben, daß die Centrosomen eben in den Basalkörpern festgelegt worden seien. Wir haben oben schon folgende Teilungen betrachtet, die von Wallengren an den Kiemen von *Anodonta* und die von mir am gleichen Objekt, ferner an der Typhlosolis und in den *Helix*-Lebergängen beobachtet wurden. Diesen jeweils sehr zahlreichen Fällen schließen sich freilich in der Literatur nur sehr vereinzelte an. Heidenhain (97) sagt: »Mitosen in Flimmerepithelien wurden schon in älterer Zeit beobachtet (Drasch, Bockendahl, Flemming), doch trugen die in Teilung begriffenen Zellen keine Cilien; diese Mitosen rühren also entweder von basalen Ersatzzellen her (Trachealepithel) oder es verlieren die Zellen während der Teilung ihre Cilien.« Ich habe mich vergeblich bemüht, die Arbeiten von Drasch und Bockendahl aufzufinden. Von Flemmings (56) Angabe kann ich mit Sicherheit behaupten, daß es sich um sogenannte Ersatzzellen oder Basalzellen handelt. Er selbst schreibt zu der hier, wie ich glaube, von seinen Werken allein in Betracht kommenden Figur 82, Tafel V, in »Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung« als Erläuterung S. 406: »Fig. 82. Aus einem Querschnitt der Trachea, Hund, vorn zwei Wimperzellen, in tieferer Schicht rechts eine Basalzelle in Teilung mit Kernfigur . . .«

N. Maier (156) behauptet, er habe »am Wimperepithel der Kiemen von *Triton*-Larven ebenfalls deutlich Centrosomen an den Polen von mitotischen Teilungen« gesehen, gibt aber davon keine Abbildungen. Polowzow (179) stellt in den Flimmerzellen des Lumbricusdarms zweimal Zellteilungen dar (l. c. Fig. 5 und 7, Tafel XVII). Beide Figuren können aber unmöglich überzeugen, um so mehr, als sie zur Erklärung von Figur 5, die von beiden fast noch mehr Beweiskraft hat, selbst hinzufügt: »Mitose in einer Flimmerzelle?« Ihre damit nicht gut zu vereinbarende bestimmt gerichtete Behauptung auf Seite 372 hat denn auch in der Literatur so gut wie keine Beachtung gefunden.

Eine sehr schöne Mitose einer Flimmerzelle stellt dagegen Brasil (22) Figur 1, die das Oesophagusepithel von *Lagis Koreni* wiedergibt, dar, und vielleicht ist auch die in Figur 2 gezeichnete hierher zu rechnen. Die in Figur 1 dargestellte zeigt deutlich die Turgescenzerscheinung und den Mangel an Cilienbesatz und Faserwurzeln in der sich teilenden Flimmerzelle, und es ist schade, daß

Brasil (22 diesem von ihm gefundenen Gegenstand keine weiteren Worte widmet. In allerletzter Zeit ist eine anonyme Arbeit (1) erschienen, die, ohne daß ich mich erinnern kann, im Text näher darauf zu weisen, im *Amphioxus*-Flimmerepithel Mitosen abbildet, freilich in einer wenig eindeutigen Form.

Nach all dem kann die alte Ansicht, Flimmerzellen könnten sich nicht teilen, nicht mehr aufrechterhalten werden. Nach Wallengrens und meinen Beobachtungen ist ferner zu ersehen, daß die Basalkörper bei der Zellteilung keine besondere Rolle spielen, sondern einfach aufgelöst werden. Die oben dargestellten Verhältnisse sind, vom allgemeinen zellbiologischen Standpunkt aus betrachtet, in doppelter Weise beachtenswert: Die Flimmerzellen der Metazoen können wir nicht mehr als Zellen ansehen, die infolge einseitiger Differenzierung ein gut Teil der sonst der organischen Substanz zukommenden Eigenschaften, nämlich den der Teilung, aufgegeben haben. Nach Gurwitsch (80, S. 216) wurden neuerdings von Levi selbst in Ganglienzellen Mitosen beobachtet, und somit kann man sich ganz Gurwitsch anschließen, der sagt (S. 217): »Nach den vorliegenden spärlichen Tatsachen« — er rechnet auch die seiner Schülerin Polowzow hinzu — »sind wir somit durchaus nicht berechtigt, bestimmten Zellenarten das Vermögen der Teilung völlig abzusprechen«. Fürs zweite können wir sagen, daß erwiesen ist, daß zwei so ausgesprochene Funktionen, wie dies der Stützpunkt für die äußere Cilienbewegung einerseits und der Ansatz der Spindelfasern bei Metazoen andrerseits ist, nicht in ein und demselben als Centrosom zu deutendem Organ vereinigt sind. Sind schon die Faserwurzeln nicht im Sinne Henneguys (100) mit den Spindelfasern zu vergleichen, da sie, abgesehen von der viel größeren Konsistenz, auch bei der Teilung wirkungslos sind und aufgelöst werden, wie dies Wallengren und ich zu zeigen vermochten, so sind auch die von Henneguy (100) an den Samenzellen von *Bombyx* und Meves (166) an denen von *Pygaera* dargestellten cilienartigen, von den Centrosomen ausgehenden Fäden nicht echten Cilien zu vergleichen.

Freilich kann auch nicht geleugnet werden, daß manche Punkte wieder den Vergleich mit der Spermatogenese sehr nahelegen. Engelmann (45, 47) und nach ihm (194) Rossbach haben wiederholt auf das sehr ähnliche Verhalten von Flimmer- und Samenzellen auf chemische Reize hingewiesen. Rein morphologisch ferner

besteht die größte Ähnlichkeit zwischen den sogenannten wurmförmigen Spermien von *Paludina vivipara,* derer Gestalt uns Erlanger (50), Meves (166) und Retzius (191) beschrieben haben und deren Entwicklung Meves (166) bis in alle Einzelheiten verfolgt hat. Nach Meves (166) verläuft die Bildung der Spermien von *Paludina* also: Mehrere Körnchen, die sich bei den Reifeteilungen als Centrosomen dokumentiert haben, lassen an der Oberfläche der Zelle Fädchen aus sich hervorsprossen. Der Kern wandert den Centrosomen entgegen, beide Organe legen sich aneinander, und Kern mit Centralkörperchen ziehen an die entgegengesetzte Seite der sich verlängernden Zelle. Die Verbindung mit den cilienartigen Fäden bleibt durch verbindende sich entsprechend verlängernde Fäden erhalten. An der Austrittsstelle der cilienähnlichen Fäden aus der Zelle werden hierbei Körperchen sichtbar, deren Entstehung wohl so zu deuten ist, daß das am Kern sitzende Körnchen der eine Teil des ursprünglich hantelförmigen Centrosoms, der verbindende Faden die ungemein verlängerte Centrodesmose und das Oberflächenkörnchen die andre Hantelkugel darstellt. Die Umwandlung zum fertigen Spermatozoon geschieht durch weiteres Längenwachstum. Der Kern bildet endlich den Kopf, der stark verlängerte Körper enthält die Achsenfäden, aus dem am Ende aus basalkörperähnlichen Verdickungen die Endfäden herausragen. Die Fortsätze wären hier den Cilien, die an ihrer Basis befindlichen Körner den Basalkörpern, der Achsenfaden den Faserwurzeln rein morphologisch zu vergleichen. Auf die Verbindung mit dem Kern sei später eingegangen!

Hier möge nur noch hinzugefügt werden, daß auch bei botanischen Objekten vielfach Verhältnisse angetroffen wurden, die zu einem Vergleich mit Flimmerzellen drängten. Ikeno (119), Webber (237, 238), Strasburger (218), Belajeff (13, 14) und andre haben die so ähnliche Bildung der männlichen Geschlechtsprodukte hier geschildert und tatsächlich manche Analogien aufgefunden; in der Deutung, wie weit dieser Vergleich auszudehnen sei, ob er nur rein morphologisch oder auch genetisch zulässig sei, gehen ihre Ansichten freilich wesentlich auseinander.

Vom Standpunkt der Henneguy-Lenhossékschen Theorie aus betrachtet, treffen wir noch verwickeltere Verhältnisse bei den Protisten an.

Ganz besonders gegen die Theorie spricht nach H. N. Maier (156) der Umstand, daß bei ciliaten Infusorien echte Basalkörper vorkommen, bei denen nie eine mit Centrosomen vor sich gehende Tei-

lung beobachtet wurde. Heidenhain (97) schließt sich dieser Deutung durchaus an. Sie ist aber, glaube ich, durchaus nicht so eindeutig. Strenge Anhänger von Henneguy und Lenhossék werden sagen, daß hier eben die Centrosomen in ihrer Bewegungs- bzw. Stützfunktion so sehr festgelegt seien, daß sie zu jeglicher Teilung unfähig geworden wären. Wie dem auch sei, so läßt sich nur das sagen, daß uns die Genese der Basalkörper bei den ciliaten Infusorien noch völlig unbekannt ist und daß nur soviel in betreff der Teilungen feststeht, daß diese in den meisten Fällen ohne Veränderungen am Wimperkleid und nur in seltenen, wie dies besonders Wallengren (236) beschrieb, unter Auflösung und Neubildung von Teilen desselben vor sich geht.

Mehr Anhaltspunkte für die obige Theorie liefern die Schwärmsporen verschiedener Protisten sowie die trypanosomenartigen Organismen, die ich, da sie von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, sich sehr ähneln, hier zusammen besprechen möchte. Jahn (121) hat uns die Entwicklung des Schwärmers des Myxomyceten *Stenomitis flaccida* also geschildert: Bei der Teilung wächst aus jedem Centrosom eine Geißel aus, und zwar schon zu einer Zeit, da die an den Spindelpolen befindlichen Centralkörper die Teilung noch nicht vollendet haben. Die Geißel wird immer länger und tritt zuletzt durch eine »Geißelbasis« — eine Art Basalkörper — und ein Verbindungsstück — eine Art Kernkappe — mit dem Kern in Verbindung. Wir haben hier mit den von Henneguy (100 und 101) und Meves (166) dargestellten Verhältnissen manche Vergleichspunkte. Nicht so bestimmt drückt sich Moroff (170) aus, wenn er über die Entwicklung der Spermatiden der *Aggregata*-Arten folgendes sagt: »Ich wage nicht, die Geißeln mit Bestimmtheit aus den von dem Caryosom herstammenden Chromatinkörnchen abzuleiten, obwohl ich es für das Wahrscheinlichste halte. Möglicherweise kommt die Geißelbasis erst, nachdem die Geißeln bereits gebildet wurden, in Verbindung mit dem übrigen Kern.« Wie die Verbindung der Geißel mit dem Kern bei Metazoen vor sich geht, ob sie primär angelegt oder erst sekundär gebildet wird, darüber konnte ich in der Literatur nichts finden.

War es bei den bisher beschriebenen Formen zweifelhaft, ob die Henneguy-Lenhosséksche Theorie zutrifft, oder mit anderen Worten ob Cilienzellen Spermatozoen ihrer Genese nach zu vergleichen seien, so herrscht eine große Übereinstimmung zwischen diesen beiden, wenn wir die Trypanosomen ähnlichen Individuen betrachten. Diesen direkten Hinweis fand ich freilich erst ein einziges Mal in der Lite-

ratur, und zwar bei Schaudinn (197). Nachdem Schaudinn auf die Ähnlichkeit der Trypanosomen-Mikrogameten mit den Spermatozoen der höheren Tiere aufmerksam gemacht hat, schildert er, wie der kleine abgespaltene Kern den Blepharoplasten darstelle, und zwar aus Centrosom und acht Chromosomen sich zusammensetze. Dieser bildet in ziemlich komplizierter Weise den Geißelapparat. Die indifferenten Trypanosomen bilden sich also: »Die bandförmige Geißel ist zusammengesetzt aus einem dickeren excentrischen Achsenfaden (der Centralspindel) und acht Mantelfibrillen den Mantelfasern«: nur das distale verjüngte Ende der Geißel wird von dem Achsenfaden allein gebildet. Entsprechend ihrer Genese sind Kern, Blepharoplast und Anfangsteil des Geißelapparates durch achromatische feine Fäden (die Reste der Centralspindeln) verbunden.« Der Kern bildet eine Verankerung für den Bewegungsapparat.

Keysselitz (128), der sagt, daß man bei ähnlichen Formen »den kernendogenen Ursprung« der Basalkörper »mehrfach hat verfolgen können«, stellt uns dar, wie der Achsenstab von *Trichomastix lacertae* tatsächlich als eine Art Centrosom aufgefaßt werden muß, da er »als Teilungsorgan funktioniert«. Léger (147 hat an den fusiformen Spermatozoiden der Gregarine *Stylorhynchus* beobachtet, wie sich die Geißel in zwei ins Protoplasma eindringende Achsenfäden spaltet, die an Centrosomen inserieren.

Ganz besonders dokumentiert sich die centrosomale Natur der basalen Geißelstrukturen bei der Teilung der Trypanosomen, da diese ganz im Gegensatz zu den Geißelapparaten der Metazoen aktiv an der Teilung teilnehmen, ja dieselbe geradezu einleiten oder bewerkstelligen. Prowazek 187) sagt, daß bei der Teilung der Trypanosomen zuerst Geißel und Basalkörper sich teilen, und Minchin 168) sah an *Trypanosoma grayi* gleichfalls, wie erst nach der Teilung dieser beiden das Tier sich spaltet.

Nach alledem kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Lenhossék-Henneguysche Regel mit Bestimmtheit für typanosomenähnliche Individuen und mit großer Wahrscheinlichkeit für die verschiedensten Arten von Schwärmsporen Geltung hat.

Erst in allerjüngster Zeit wurde der ganz sichere Beweis an Flagellaten geliefert, daß für diese Gruppe die Lenhossek-Henneguysche Theorie vollkommen zutrifft. Zum Studium der Einzelheiten verweise ich auf die interessante Arbeit Dobells (36), dem dieser Nachweis gelang, und gebe hier nur das Allerwichtigste im Auszug: Die Befunde beziehen sich auf *Trichomastix batrachorum*, einen der

Trichomonas (s. Schema Fig. L.) nahestehenden Flagellaten, dem jedoch die undulierende Membran fehlt (l. c. Tafel 2, Fig. 1 u. 3). Schickt sich das Tier zur Teilung an, so geschieht folgendes (l. c. Fig. 4—12): Das Axostyl verschwindet, die geißeltragenden Blepharoplastenenden, die nun je die erst dem ganzen Blepharoplast zukommende Geißelzahl erhalten, rücken, durch einen sich verlängernden Stab vorerst verbunden, auseinander, und der Kern löst sich auf. Sein in Klumpen zerfallenes Chromatin teilt sich, den Blepharoplastenenden folgend. Zwischen den beiden Kernen bleibt ein verbindender Strang erhalten. Jetzt schnürt sich das Plasma durch. Die während des ganzen Vorgangs geißeltragenden Blepharoplasten haben ihre Zwischenverbindung verloren und gleichen dem Ausgangsstadium. Der Kern erhält seine ursprüngliche Membran, und das die beiden Kerne ursprünglich verbindende Gebilde wird nach Auseinanderweichen der Tochterzellen in jeder zum Axostyl. Man ersieht aus der *Trichomastix*-Teilung zweierlei:

1. Der geißeltragende Blepharoplast entspricht in allen Einzelheiten dem Centrosom der *Bombyx*-Spermatide, wie ein Vergleich mit Henneguys (100 u. 101) Schilderung lehrt.

2. Was Henneguy (100) für die Entstehung der Faserwurzeln anzunehmen glaubte, nämlich daß diese auf die bei der Teilung entstehenden Spindelfasern zurückzuführen sei, trifft mutatis mutandis beim Axostyl von *Trichomastix* tatsächlich zu. Dieser bildet sich aus achromatischen bei der Zellteilung entstehenden Fäden. Zellbiologisch gilt also für *Trichomastix* der Satz, daß Cilienstützpunkt und Teilungsorgan in ein und demselben Körperchen, dem Blepharoplasten, enthalten sind.

Anhang.

e) Chromidien in Flimmerzellen.

Mehr als Ausblick auf unsre Frage nach der Entstehung und Natur der Basalkörper als eine durch Tatsachen völlig gefestigte Behauptung mögen die folgenden Zeilen betrachtet werden!

Die erste Beobachtung betrifft die der Chromidien in Flimmerzellen. Ich lege zur Chromidiendefinition die darüber gegebene Auffassung Goldschmidts (71 und 72) zugrunde. Danach glaube ich folgende Tatsachen als Chromidien in Flimmerzellen deuten zu dürfen: Arnold (7) hat im Wimperepithel der Froschzunge in der Nähe des Kerns »circumnucleäre Mikrosomen« aufgefunden, welche »zweifellos«, mit »intranucleären Mikrosomen« in Beziehung gesetzt werden

müssen. Es sei hier nicht weiter verfolgt, welche Deutung dieser bekanntlich durch Altmanns Lehren stark beeinflußte Forscher jenen Gebilden gibt, eins sei nur festgestellt, daß die beigegebenen Figuren lebhaft an Chromidialausstoßungen aus dem Kern erinnern. Fuchs (66) fand ferner, »analog den Wimperwurzeln« unterhalb der Basalkörper der cilienartigen Zellen der Vasa efferentia der Maus eine »Mitochondria«, der Gurwitsch (80) freilich mehr die Aufgabe eines stützenden Polsters zuschreiben möchte. Der Umstand aber, daß es sich hier um einen »Fadenknäuel« handelt, von dem es leicht möglich ist, daß er mit dem sehr hochgelegenen Kern noch in Beziehung steht, läßt uns gleichfalls eher an Chromidien denken. Kann man aber diesen beiden Deutungen noch skeptisch gegenüberstehen, so glaube ich, für eine der folgenden wenigstens, den sicheren Beweis erbringen zu können, daß es sich nur um solche handeln kann. Bergen (17) fand in Flimmerzellen aus der Trachealschleimhaut des Igels und wahrscheinlich auch des Menschen Gebilde auf, die einer Deutung als Chromidien wohl Anlaß geben, und auch die von ihm an gleicher Stelle bei der Katze dargestellten körnigen Strukturen fallen vielleicht in diese Kategorie. Holmgren (113) stellte »Trophospongien« in echten Flimmerzellen des Nebenhodens der weißen Maus dar. Sie bildeteten ein wahres Netzwerk — im Gegensatz zu Fuchs, der von einem Fadenknäuel spricht. Ein direkter Zusammenhang zwischen dem Trophospongium und den Cilien war nicht zu erkennen. Aber diese Behauptung wird gleich wieder abgeschwächt durch die Worte: »Hin und wieder dagegen habe ich wie Striche von Körnchen und Tröpfchen von den Trophospongien her bis an die freie Oberfläche dieser Epithelzellen verlaufend aufgefunden.« Im gleichen Objekt fand er auch Centralkörperchen (l. c. Fig. 43), die unabhängig von den Cilien sind und die nichts mit den Trophospongien zu tun haben sollen, da sie weit von ihnen abliegen. In einer früheren Arbeit hat Holmgren gleichfalls Trophospongien in den Lebergangzellen von *Helix pomatia*, also gleichfalls Flimmerzellen, zur Darstellung gebracht (112). Nun hat allerdings Holmgren später (114) gegen die Auffassung Goldschmidts, der die Trophospongien in solchen Epithelzellen zu den Chromidien auf Grund seiner Befunde am *Ascaris*-Darm und ihrer »intensiven Färbung durch Chromatinfarben« rechnet, Stellung genommen, indem er sagt (l. c. S. 294): »In betreff der Trophospongien möchte ich Goldschmidt darauf aufmerksam machen, daß seine Auffassung von der Tingibilität der Trophospongien durch ‚Chromatinfarben' durchaus unrichtig ist.«

Diese Behauptung Holmgrens ist, wie ich feststellen konnte, sicher für das Objekt, an dem er mit am schönsten die Trophospongien zur Darstellung bringen konnte, die Lebergangzellen von *Helix pomatia*, unberechtigt. Sowohl mit Delafieldschem Hämatoxylin (Fig. 13 und 16) als mit Boraxkarmin (Fig. 14 und 15) konnte ich sie hier zu voller Geltung bringen und möchte sie deshalb unbedenklich zu den Chromidien stellen. An einer einzigen Stelle glaube ich sogar bestimmt ihren Austritt aus dem Kern gesehen zu haben, doch möchte ich diesem einzelnen Befund nicht allzu viel Gewicht beilegen (Fig. 14).

Nun begegnen wir ferner an der *Helix*-Leber einem merkwürdigen Befund. Zwischen den eigentlichen flimmerlosen Leberzellen und den cilientragenden Lebergangzellen gibt es alle erdenklichen Übergänge. Ganz allmählich nehmen die Zellen mehr kubische Gestalt an, noch bevor sie einen durch ebene Flächen halbwegs gleich rund begrenzten Kanal umschließen, tragen sie, ohne einen Zellsaum zu besitzen, schon ganz kurze, dünne, Basalkörperchen aufsitzende Cilien. An der Stelle, die später die scharf umschriebene Faserwurzel zeigt, befindet sich, und dies ist für uns das Wichtigste, eine feinste chromatische Körnelung oder Wolke. Erst später tritt der bestimmt formgebende Zellsaum, die Faserwurzel und der Chromidialapparat deutlich gesondert auf. In diesem Zustand ist sehr auffallend, daß sich auch Basalkörper — diese taten es freilich schon von Beginn ihres Auftreten an — und Faserwurzeln mit aller nur wünschenswerten Intensivität mit Chromatinfarben färbten. Man muß eben bedenken, daß diese doch nie die Schärfe von Eisenhämatoxylin erreichen können, und wird sich dann mit dem Befund wohl zufriedengeben.

Chromidialapparat, Basalkörper und Faserwurzeln sind also ihrer Natur nach gleiche Gebilde oder mit andern Worten: Letztere beide entstehen aus Chromatin. Da ferner bei den Teilungen beide Teile, die Bewegungs- bzw. Stützapparate der Cilien einerseits und Chromidien andrerseits, zu einer diffusen Masse aufgelöst werden, so ist es auch ganz natürlich, daß sie, wenn dies auch nicht im einzelnen verfolgbar ist, genetisch zusammenhängen. Gestützt wird diese Annahme weiterhin durch folgende Tatsachen:

Koltzoff hat gezeigt, daß die formgebenden Elemente der Zellen aus »Mitochondrien« entstehen. Diese »Mitochondrien« rechnet aber bekanntlich Goldschmidt (71, 72) auf Grund seiner Be-

obachtungen zu den Chromidien. Da nun die Faserwurzeln als formgebende Elemente anzusprechen sind, so ist es demnach schon von vornherein wahrscheinlich, daß auch sie aus Chromidien entstehen. Konnte auch im einzelnen der Übergang der Chromidien in Faserwurzeln oder Basalkörper nicht beobachtet werden, so glaube ich, berechtigen doch die oben angeführten Tatsachen wenigstens zur Vermutung, daß der basale Cilienapparat tatsächlich aus Kernmaterial in letzter Linie gebildet wird.

Eine weitere Beobachtung, von der ich freilich nicht weiß, ob sie in Zusammenhang mit den basalen Cilienstrukturen zu bringen ist, konnte ich an den Typhlosoliszellen von *Anodonta* machen. Hier fand ich in den Kernen entweder ein oder zwei Kernkörperchen. Die Zweizahl bildete sich aus der Einzahl dadurch, daß sich das Körperchen in der Richtung der Längsachse der Zelle hantelförmig auszog, bis die immer dünner werdende Verbindung schließlich ganz durchriß und die Körperchen sich wieder abrundeten (Schema, Fig. B). Beide lagen nun so, daß das eine ziemlich genau die Mitte der oberen, das andre die der unteren Hälfte des Kerns einnahm. Nun geschah aber manchmal, daß das obere Kernkörperchen noch mehr aufwärtsrückte, um schließlich das oberste Ende des Kerns zu erreichen, dessen Wand vorzuwölben und schließlich aus ihm auszutreten (Fig. 4 *b*, *c*, *d*). Jetzt sah man es, durch seine Größe, bestimmte Eigenform und Färbbarkeit von den Granulationen wohl zu unterscheiden, immer mehr dem Cilienapparat entgegenrücken (Fig. 4 *e*). Von einer bestimmten Höhe an war es aber nicht weiter verfolgbar, da es sich hier im Plasma aufzulösen schien.

Nur in dem allgemeinen Sinn der kernendogenen Entstehung der basalen Cilienstrukturen möchte ich auch Ikedas (118) Befund, der ihm freilich eine viel bestimmtere Deutung gibt, auffassen. Ikeda läßt bekanntlich aus dem Kern »Centralkörperballen« austreten und aus diesen allmählich an die Zellperipherie rückenden Gebilden die einzelnen Basalkörper entstehen. Daß Ikeda trotz seiner mangelhaften Fixierung ganz einer Täuschung zum Opfer gefallen sei, möchte ich nicht annehmen, dagegen spricht nichts dafür, daß diese Ballen gerade Centrosomen seien. Im Gegenteil deutet der Umstand, daß Ikeda neben den eigentlichen Basalkörpern echte, von einem Hof umgebene Diplosomen einmal abbildet, eher darauf hin, daß beide vollkommen als getrennte Gebilde zu betrachten sind. Für diese allgemeinere Auffassung der kernendogenen Entstehung basaler Strukturen mag auch der Befund von Fuchs (66) und mir

am Ependym sprechen. Wir fanden beide — Fuchs an einer einzigen Zelle und ich an zahlreichen — tieferliegende Basalkörper, die im Falle Fuchs teilweise schon die ersten Cilienanlagen aus sich sprossen ließen, in meinem Falle diese erst erhielten, als sie an ihre gewöhnliche Stelle emporgerückt waren. Zusammenfassend möchte ich also sagen: Basalkörper und Faserwurzeln bei Metazoen entstehen wahrscheinlich aus dem Kern. Ob mit oder ohne Hilfe des Kernkörperchens, bleibt dahingestellt. Jedenfalls sind die Basalkörper hier insofern nicht mit Centrosomen zu vergleichen, als sie bei der Teilung unwirksam sind und das Teilungsgeschäft an den Spindelpolen von ihnen getrennt bestehende, echte Centrosomen besorgen. Eine Nachprüfung, ob nicht auch bei Metazoen weitgehende Vergleichspunkte zwischen Flimmerzellen und Spermatiden vorkommen, müßte in erster Linie die sehr merkwürdige Entstehung von Nesselzellen aus Flimmerzellen bei *Anemonia sulcata*, von der Ivanzoff und Prenant (181) berichten, ins Auge fassen. Selbstverständlich ist, daß, wenn ich nach dem Obigen einen direkten Vergleich zwischen beiden Gebilden vom genetischen Standpunkt aus ablehnen möchte, ich doch die Statik beider, die im wesentlichen, wie wir sehen werden, auf dem vom kontraktilen Plasma umgebenen festen Achsenfaden beruht, als sich durchaus ähnlich betrachte.

5. Funktion des Flimmerapparates.

A. Cilie und Basalapparat.

a) Einleitung.

Es ist leicht begreiflich, daß ein so auffallendes Phänomen, wie es die Flimmerbewegung ist, schon zu den frühesten Zeiten die Augen der Forscher auf sich lenkte, und so können wir schon Antonius de Heide im Jahre 1683 als den eigentlichen Entdecker derselben ansehen. Mehr als heute, zu einer Zeit, da Morphologie und Physiologie noch nicht so getrennte Wege gingen, richtete sich im Anfang des letzten Jahrhunderts die Aufmerksamkeit der Forscher auf den Zusammenhang von Struktur und Bewegung. Das Wissen ihrer Zeit über unsre Frage haben Purkinje und Valentin zusammengefaßt, und es darf vielleicht der Vergessenheit entrissen werden, daß die umfassendste Erörterung des ganzen Phänomens schon von Valentin (226) im Jahre 1842 gegeben wurde. Nur noch ein Forscher, Th. W. Engelmann (45, 46, 47, 48), hat sich in diesem Geiste

mit der Frage beschäftigt. Die neuere Zeit hat eine Menge von Einzelbeobachtungen gebracht, und so möchte ich denn im folgenden lediglich den Versuch machen, diese den Arbeiten der alten Meister anzugliedern.

b) Arten der Bewegung.

Oben wurde schon erwähnt, daß es bisweilen ganz allmähliche Übergänge zwischen Flimmerzellen und Pseudopodienzellen gibt. Das gleiche gilt für die Bewegung. Es gibt ebensowohl schlagende Pseudopodien, wie uns dies z. B. Gruber (76) gelehrt hat, die in keiner Weise von den eigentlichen fließenden Filipodien sich unterscheiden, wie wir umgekehrt wie Cilien mit einem Achsenstab ausgerüstete, echte Pseudopodien bei Heliozoen antreffen. Wenn wir an dem festhalten, daß wir unter Cilien schlagende Gebilde im Gegensatz zu den fließenden Pseudopodien verstehen, so gibt es nach Valentin (226) folgende Arten der Bewegung für sie:

1. Die hakenförmige, *Motus uncinatus*,
2. » trichterförmige, » *infundibuliformis*,
3. » schwankende, » *vacillans*,
4. » wellenförmige, » *undulatus*.

Dieser Einteilung hat sich auch Engelmann angeschlossen. Die schwankende möchte ich lieber die pendelnde heißen und als neue hinzufügen:

5. die schraubenförmige, *Motus cochleariformis*.

Letztere Form hat Gruber (76) an pseudopodienähnlichen Fortsätzen beobachtet, und es scheint mir besser, eine so komplizierte Bewegung einem echten Pseudopodium abzusprechen und demnach diese Fortsätze den Cilien einzureihen.

c) Stoffwechsel.

Über die diesen Bewegungen zugrunde liegenden Stoffwechselvorgänge äußert sich Engelmann (45) auf Grund seiner Versuche, daß jede Art von Flimmerbewegung bestehen und sich eine Zeitlang erhalten kann, während weder Sauerstoff noch oxydierbare Substanz der Zelle zugeführt wird (S. 465—466). Zufuhr organischer Substanz können Flimmerzellen nach seiner Beobachtung viel länger entbehren als die des Sauerstoffs. Er folgert: »Aus den beiden fundamentalen Tatsachen, daß alle Wimperbewegung ohne Zufuhr von organischer Substanz eine Zeitlang fortbestehen kann, folgt, daß jede Flimmer-

zelle, jeder Samenfaden einen gewissen Kraftvorrat in sich aufgespeichert besitzen muß, der zur Erhaltung ihres Lebens und zur Unterhaltung ihrer Tätigkeit auf einige Zeit ausreicht. Die weitere Tatsache aber, daß zu längerer Fortsetzung der Wimperbewegung Sauerstoff unentbehrlich ist, beweist, daß der chemische Prozeß, auf welchem das Zustandekommen des Wimperspiels beruht, mit Sauerstoffverbrauch verbunden ist. Hieraus folgt, daß jede Zelle außer einem Vorrat an oxydierbarer Substanz auch einen Vorrat von gebundenem Sauerstoff besitzen muß, welcher bei der Tätigkeit der Zelle verbraucht wird. Dieser Sauerstoffvorrat reicht nur zur Bewältigung eines sehr kleinen Teiles des in der Zelle aufgespeicherten oxydierbaren Materials aus. Ist er verbraucht, so vermag ihn die Zelle durch Aufnahme gasförmigen Sauerstoffs von außen zu ersetzen. Dies lehrt das Wiedererwachen der Bewegung aus dem Wasserstoffstillstand und die Beschleunigung der im Wasserstoffstrom verlangsamten Bewegung bei Sauerstoffzutritt« (S. 466). Er sagt ferner (S. 467), daß, wenn auch die Flimmerung nicht an Sauerstoffaufnahme aus der Umgebung gebunden ist, trotzdem der Gehalt des umgebenden Mediums an freiem Sauerstoff großen Einfluß auf die Intensität der Bewegung ausübt und weiterhin, daß die in der tätigen Flimmerzelle ablaufenden chemischen Prozesse mit Säurebildung verknüpft zu sein scheinen (S. 467) und daß sie elektromotorisch wirksam sind (S. 469).

c) Autonomie der Bewegung.

Ein Phänomen, das nur im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel der Flimmerzelle gewürdigt werden kann, ist die Selbständigkeit, mit der Wimperzellen, aus dem Gewebeverband gerissen, weiter zu schlagen fortfahren. Dieser Umstand wurde schon von älteren Autoren gewürdigt, er hat Kölliker (132), Engelmann und andre dazu veranlaßt, die Flimmerzellen rein physiologisch mit den Spermatozoen zu vergleichen und ihnen eine große Autonomie der Bewegung zuzuschreiben. Die schlagendsten Beispiele liefert die Typhlosolis der Muschel in Wasser oder Kochsalzlösung und die Rachenschleimhaut des Frosches in Lymphe. Aus Schumachers Untersuchung über die in Lymphe aufgehobene Froschrachenschleimhaut (206) ist zu ersehen, daß nach mehreren Tagen, mag sich das Epithel in einzelne, dem Kapillaritätsgesetz entsprechend kugelförmige Zellen aufgelöst oder zu Flimmerballen sich zusammengeschlossen haben, noch ungestört die Flimmerung fortbesteht.

Zu ähnlichen Ergebnissen führten meine Wärmeversuche, deren ich neun anstellte. Bei einer Steigerung der Temperatur auf im Durchschnitt etwa 35° in einem Zeitraum von 4 Stunden lösten sich zahlreiche Zellen der Typhlosolis von *Anodonta* aus ihrem Verband. Es ließen sich nun zwei Formen unterscheiden. Bei den einen hatten sich die Faserwurzeln erhalten, und das Plasma bildete um diese eine länglich spindelförmige Anhäufung (Fig. 10*b*). Diese schossen, von den Cilien wie von einem Propeller getrieben mit dem hinteren Ende voraus durch das Gesichtsfeld. Die zweite Form hatte die Faserwurzeln eingebüßt und sich vollkommen abgerundet (Fig. 10*a*). Die Cilien bedeckten entweder noch die eine Seite allein oder hatten sich — dies war wegen der schnellen Bewegung jedoch nicht mit Sicherheit festzustellen — ein wenig über die Zelloberfläche verteilt. Letztere Formen machten unter ungemein schneller Flimmerung ständig Drehbewegungen. Diese Beobachtungen legen, glaube ich, dar, daß sich unmöglich die Lebensvorgänge, wenigstens in der Metazoenzelle, auf ganz bestimmt gerichteten, »organischen Radien« abspielen können. Gilt hier schon vom Plasma, daß es trotz der starken Formveränderungen keinerlei Zeichen von »körnigem Zerfall« zeigt, sondern in starken Strömungen sich betätigt, so bleiben doppelt lebenskräftig bei allen Veränderungen der Zelle, selbst bei plasmatischem Zerfall, die Cilien.

Engelmann (45) und Peter (175) haben gezeigt, daß kernlose Stücke von Flimmerzellen sich lebhaft bewegen, der Kern also ohne Bedeutung für das Spiel der Cilien sein kann. Diese Beobachtung konnte ich öfters bei den Wärmeversuchen machen. Was die Beteiligung des Plasmas betrifft, so hat zwar Nussbaum 172 die Flimmerbewegung der Strömung desselben zugeschrieben und Bonnet (19) sagt von den größeren Zellen der Kiemen von *Mytilus edulis*, daß sie schlagen, »als ob sie sich in einem Scharniere bewegen, an welcher Bewegung das Zellenprotoplasma durch Formveränderung sich lebhaft beteiligt.« Beide Darstellungen beruhen wohl auf Irrtum. Nie kann man in Metazoenflimmerzellen eine Strömung entdecken, die stark genug wäre, um das Wimperspiel zu erklären, und bei Protozoen dient die Plasmaströmung einem andern Zweck.

Es haben ferner Kölsch (134), Pütter (189), Verworn (228) (letzterer am Peristom von *Spirostomum*) und andre gezeigt, daß bei körnigem Zerfall des Plasmas die Wimperbewegung ungestört fortdauert und in dem Augenblick erlischt, in dem der Zerfall auf die Cilien selbst übergreift. Endlich haben Peter (175), Kölsch (134),

Curt Schmidt (249) und ich beobachtet, daß die Menge der an den Cilien anhaftenden Plasmamasse ohne Einfluß auf die Intensität der Bewegung ist. Kölsch (134) sah, daß abgepreßte cilientragende Tropfen weiterschlagen, doch nicht festsitzen, sondern lebhaft schlagend unter Beibehaltung ihrer gewöhnlichen Bewegungsrichtung auf der Oberfläche des Tropfens hin und her wandern, oft büschelig zusammentretend, dann wieder auseinandergehend. Dazu kommt, daß Peter (175) und ich sahen, daß Cilien mit stark beschädigten Wimperwurzeln oder nach Entfernen derselben weiterschlagen. Peter (175) hat also den Satz aufgestellt, daß das eigentliche Zellplasma nicht das kinetische Centrum für die Flimmerbewegung sein könne. Man hat aber seinen Versuchen Mißtrauen entgegengebracht und eingewendet, daß seine Art der Zerstückelung es nicht ausschließe, daß Zellplasma an den Cilien hängengeblieben sei. Den Beweis, daß Cilien ohne Mitwirkung des inneren Plasmas schlagen können, hat aber Kölsch (134) erbracht, der beobachtete, daß bei vollständigem Abheben des Zellsaumes samt Cilien die letzteren weiterschlagen. Daß der Zellsaum nicht das kinetische Centrum sein kann, lehrt schon der Umstand, daß zahlreiche Flimmerzellen keinen solchen besitzen, ferner der, daß, wie ich durch Wärmeeinwirkung zeigen konnte, bei völliger Auflösung des Zellsaums ein sogar noch schnelleres Schlagen der Cilien sich kund tat. Peter hat einst, des Zellsaumes nicht gedenkend, das kinetische Centrum einfach den Basalkörperchen zugeschrieben da

1. bei Zerstörung des Zellplasmas und der in ihm verlaufenden Faserwurzeln die Cilien weiterschlugen,

2. vollständig, und, wie er glaubte, von den Basalkörpern abgerissene Cilien dagegen die Bewegung einstellten. Die Analogie der Spermien, die sich nur bewegten, so lange sie sich mit dem Mittelstück in Zusammenhang befanden, bestach so sehr, daß man sich im allgemeinen rückhaltlos Peter anschloß. In neuerer Zeit hat allerdings Meves gezeigt, daß Spermatozoen auch ohne Mittelstück sich zu bewegen vermögen.

Es scheint mir aber Peters Ansicht nicht ohne weiteres bewiesen. Fürs erste kann man einwenden, daß das Zerschneiden solch feiner Elemente nie ohne tiefere innere Schädigung des Objektes vor sich gehen kann, daß also Cilien, die oberhalb der Basalkörperchen durchschnitten worden seien, einfach in ihren feinsten Strukturen geschädigt worden seien. Ein zweiter Einwand dürfte der sein, daß wir bei den Protozoen trotz der sorgfältigen Arbeit Maiers (156) doch noch

zahlreiche Objekte haben, die Flimmerbewegung zeigen, ohne daß die Spur eines Basalkörperchens darin nachgewiesen worden wäre. Es sei hier nur an die Beobachtung Grubers (76) erinnert. Ein drittes Moment ist das, daß in zahlreichen nicht flimmernden Zellen echte Basalkörperchen nachgewiesen wurden, zum mindesten also diesen nicht stets kinetische Funktion zukommt. Fälle letzterer Art schildert Hesse (109 u. 110) bei Stiftchenzellen von Mollusken — und Arthropodenaugen, Prenant (181) zitiert eine große Menge von Autoren, welche ähnliches gesehen haben, und stellt die Fußstücke im Darm des Salamanders dar. In Stäbchenzellen fand er sie sehr unregelmäßig gelagert, bald weit auseinander, bald nah beisammen, von verschiedener Größe und Form. Er setzt Flimmer- und Stäbchenzellen für gleichwertig. Vignon (230) sah Basalkörper in Stäbchenzellen von *Chironomus*, Frenzel (61) an Stäbchensäumen der Mitteldarmdrüse von *Phronima*, Léger und Duboscq (148) bilden sie in Bürstenzellen des Grillendarms ab, Prenant (182) sieht sie in secernierenden stäbchentragenden Schzellen der Hirudineen und findet in diesen bei *Clepsine* sogar eine doppelte Reihe vor. Heidenhain (97) stellte in Stäbchenzellen aus dem Darm der Salamanderlarve Basalkörper von biskuitförmiger Gestalt dar. Ich selbst endlich sah (Fig. 22) die Stäbchen der Schneckendarmzellen je einem Basalkörperchen aufsitzen. Um ein abschließendes Urteil abgeben zu können, müßte man wissen, ob Cilien und Stäbchensäume in einem notwendigen Zusammenhange stehen. Hierüber gehen aber die Ansichten soweit auseinander, daß ich hier wohl den Widerstreit der Meinungen zu schildern, nicht aber eine bestimmte Vermutung auszusprechen versuchen kann. Für eine Zusammengehörigkeit beider spricht folgendes:

1. Stäbchensäume kommen gerade in den entsprechenden Organen bei gewissen Tieren vor, in denen andre Flimmerzellen besitzen; als Beispiel hier nur: Mollusken- und Arthropodendarm.

2. Bei *Chironomus* läßt sich nach Vignon (230) geradezu beobachten, wie Cilien- in Bürstenbesatz übergeht. Die starren Bürstchen haben an ihrer Spitze lange, als Cilien bewegliche Fortsätze.

3. Eben solche feinere Fortsätze der Stäbchen haben Léger und Haggenmüller (149) in den Vasa Malpighi von Nachtschmetterlingen und Lécaillon (145) in der Fliege aufgefunden. In diesen beiden Fällen sind sie aber unbeweglich, müssen also nur als starre Stäbchen angesehen werden und vermitteln demnach aufs schönste den Übergang zu Vignons Beobachtung.

4. Besonders der Darm der Würmer, z. B. nach Maziarski (161) der Oligochäten, zeigt beide Gebilde nebeneinander, ohne daß ein Unterschied in den beiderlei Zellen zu bemerken wäre.

5. Hat Mingazzini (169) im Darm der *Oryctes nasicornis*-Larve Stacheln dargestellt, die aufs äußerste Cilien gleichsehen, ja beweglich zu sein scheinen und doch nur wohl als Stäbchen zu bezeichnen sind.

6. Hat Heidenhain (91) an den Stäbchen des Darms der Salamanderlarve gesehen, daß sie zuweilen von verschiedener Länge sind, was ihre Kontraktilität beweisen soll, und daß sie bisweilen »zu enormer Länge, bis 5 μ« anwachsen. Ferner zeigen die mit biskuitförmigem Basalkorn ausgestatteten Fortsätze hier zuweilen eine Knickung am Zellrand oberhalb der oberen Basalkornanschwellung, sind also wohl beweglich.

7. Einen wenn auch nicht direkten, so doch durch Teilung von Stäbchensaumzellen bestehenden Übergang vermutet Fuchs (66) für die Coni vasculosi der Maus.

8. Glaubt Prenant (181) auch darin eine Ähnlichkeit zu finden, daß die »Bordures en brosse« gleichfalls leicht vergängliche Gebilde wie der Cilienbesatz sind.

9. Wir haben gesehen, daß echte Faserwurzeln nur Flimmerzellen zukommen, und Brasil hat, wie später geschildert wird, gesehen, daß bei gänzlichem Cilienschwund auch die Faserwurzeln vergehen. Brasil (22) (S. 162—163) hat nun auch die interessante Beobachtung gemacht, daß im Polychätendarm, dessen echte Flimmerzellen Faserwurzeln besitzen, Stäbchenzellen vorkommen, die gleichfalls ähnliche Gebilde, wenn auch weniger deutlich, haben. Es wäre dies auch als Beweis anzuführen, daß Stäbchenzellen rückgebildete Flimmerzellen sind. Brasil sagt:

»A côté des racines ciliaires, d'autres productions fibrillaires en connexion avec la surface épitheliale existent dans les cellules intestinales de la Pectinaire. Il y a d'abord les stries qui prolongent dans le cytoplasme d'une longeur égale à eux-mêmes les bâtonnets de la bordure en brosse. C'est là une différenciation cytoplasmique bien connue et qui paraît ici très constante. On rencontre encore dans certaines cellules — dans les cellules à racines ciliaires divergentes — à la base de la brosse de longues fibrilles qu'il est intéressant de comparer aux prolongements intracytoplasmiques des cils. La comparaison est rendue possible, ou du moins fournit des résultats valables, par ce fait que les cellules dans les quelles s'observent

les fibrilles dont nous parlons contiennent également de véritables racines ciliaires. Comme chaque fois qu'il nous a été donné de rapprocher des pièces de l'appareil ciliaire, des productions pouvant leur correspondre dans la bordure en brosse et ses dépendances, nous trouvons ici encore les mêmes caractères différenciels: dimensions réduites, absence de chromophilie pour les fibrilles se rattachant au plateau. La présence possible au-dessous des brosses de semblables fibrilles qu'on peut interpréter comme des racines ciliaires en voie de régression, fournit à Prenant (1899) un argument de plus pour considérer les plateaux striés comme des appareils vibratiles en atrophie.«

Gegen die Homologie könnte man anführen:

1. Der Umstand, daß bei manchen Tieren sich gerade an Stelle der Flimmerzellen Stäbchenzellen finden, spricht nicht für die Gleichartigkeit dieser Gebilde, sondern ist eine besondere Anpassungserscheinung.

2. Gerade die Beobachtung Vignons (230) zeigt, daß Stäbchen nur dem untersten, sowieso nicht aktiv bewegten Teil entsprechen, der besser zum Zellsaum als zur Cilie zu rechnen ist.

3. Nach Benda (15) besitzen die Lebergangzellen von *Helix* einen Borstensaum, zwischen dem die Cilien durchtreten. Beide Gebilde haben also nichts miteinander zu tun.

4. Frenzel glaubt auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen (61 u. 62) dem Stäbchensaum lediglich die Rolle eines Schutzdeckels für die Zelle, also eine Art spezialisierten Zellsaumes zuschreiben zu müssen.

5. Auffallend ist, daß Bürstenbesatz sich gerne in secernierenden Zellen findet, z. B. nach Meves (165) in den Harnkanälchen des Salamanders, während Cilienzellen wohl nie secernieren.

6. Manche Stäbchenzellen, z. B. die in Mollusken- und Arthropodenaugen vorkommenden (Hesse 109), haben sicher Sinnesfunktion, eine Bedeutung, die gleichfalls nie Flimmerzellen zukommt.

7. Die Bürstenzellen der Salamanderharnkanälchen besitzen einen Centralgeißelapparat nach Meves und die der Coni vasculosi der Maus nach Fuchs (66) Diplosomen, Gebilde, deren Existenz in Flimmerzellen von den meisten Forschern bestritten wird.

Mag man den einzelnen Punkten auch sehr verschiedene Beweiskraft zusprechen, eines steht doch fest, daß die Frage der Homologie beider Gebilde noch nicht entschieden ist. Nur das sei bemerkt, daß an den Lebergangzellen von *Helix* weder Heidenhain (92) noch

ich einen Stäbchensaum wie Benda auffinden konnten, und daß, wie ich S. 355—360 zeigte, Diplosomen auch in Flimmerzellen vorkommen. Es bleibt also dabei: Basalkörperchen kommen in Flimmerzellen wie auch zuweilen in Stäbchenzellen vor, doch sind die Beziehungen der letzteren zu den ersteren noch unsicher.

Fraglich ist nun nur, welche Funktionen wir den Basalkörpern überhaupt zuschreiben müssen. Die Auffassung Peters (175) hat Eismond (43) dahin modifiziert, daß er sie lediglich als Widerlager bei der Bewegung auffaßte, und Kupelwieser (140) hat sich letzterem angeschlossem. Es veranlaßten ihn dazu folgende Beobachtungen an der *Cyphonautes*-Larve:

1. War die Außencilie stets gegen die Wurzel gerade an der Stelle der Basalkörper abgeknickt.

2. Mit der Vermutung, sie als Gelenk zu deuten, läßt sich vereinbaren, daß die Basalkörper den Zwei-Cilien-Zellen des gleichen Tieres völlig fehlen, »deren Cilien bei ihrer geringen Exkursion keines solchen Gelenkes bedürfen. Dasselbe gilt von den Ein-Cilien-Zellen, die teils starr, teils mit in Ruhe bleibendem Basalteil peitschenförmig beweglich sind.«

Mag diese Deutung für das angegebene Objekt auch völlig zutreffen, so möchte ich doch auf Grund andrer Beobachtungen, besonders der, daß in völlig bewegungslosen Stäbchenzellen oft sehr umfangreiche Körper vorkommen, sie in folgende vier Klassen einteilen:

1. Die Beobachtung Prenants, daß in Stäbchenzellen Körper der allerverschiedensten Größen vorkommen, legt nahe, daß sie hier zu einem bestimmten Zweck resorbiert werden, also trophische Funktion besitzen.

2. Kupelwiesers (140) Darlegung, die noch wesentlich dadurch befestigt wird, daß, wie er sagt, die Basalkörper von innen der dichteren Crusta anliegen oder ihr sogar implantiert sind, spricht für seine Deutung eines Widerlagers.

3. Da die von Heidenhain (91) am Stäbchendarm des Salamanders geschilderten Basalkörper ganz unverhältnismäßig groß sind und die Stäbchen gerade dort stark zusammenziehbar und ausdehnbar sind, möchte ich sie hier Basalkörpern + Faserwurzeln gleichsetzen, sie also auch als zurückziehbare Elemente auffassen, und verweise zur Begründung dessen auf meine an Faserwurzeln angestellten Versuche.

4. Goldschmidt (73) stellte fest, daß bei *Mastigella vitrea* statt eines Körnchens an der Ansatzstelle der Cilie ein Ring vorhanden ist, durch den die zur Cilie tretende Faserwurzel zieht. Basalstücke können also auch ringförmige Gebilde sein, denen die Funktion eines Widerlagers zukommt.

Zu diesen Beispielen darf ich vielleicht auch noch folgende Beobachtungen und Erwägungen gesellen: Für Punkt 2 spricht, daß ich besonders an der Typhlosolis und der Kieme von *Anodonta* wie dem Lebergang von *Helix* stets das Basalkorn unter dem dichteren Zellsaum fand und an zahlreichen Lebendbeobachtungen an der Typhlosolis mit Sicherheit feststellen konnte, daß es völlig unbeweglich ist. Von hier an aufwärts begann aber die Bewegung und äußerte sich am Austritt der Cilie aus dem Zellsaum als ein ungemein feines Vibrieren. Eine nähere Beschreibung dieser Stelle scheint mir auch einen Beleg für Punkt 4 zu bringen. Eine Beobachtung im Leben zeigte meist — bei der ungemeinen Feinheit der Objekte mußten natürlich besonders günstige Beleuchtungs- und Lagerungsverhältnisse obwalten —, daß an diesem Platz eine etwas dunklere Stelle sich befand, die aber nicht in Form eines Körperchens scharf umschrieben war, sondern sich allmählich in den Zellsaum verlor. Das Zucken beim Schlagen sah nicht so aus, als ob es sich um eine eigentliche Bewegung handle, sondern machte mehr den Eindruck, als ob es durch abwechselnd tiefere und hellere Färbung der Stelle bei jedem Schlag vorgetäuscht würde. Man wird mir vielleicht einwenden, ich sei da durch Schlagen tieferliegender Cilien getäuscht worden, aber der Umstand, daß ich mich davon überzeugte, ob solche vorhanden waren, und aufs genaueste mit der trefflichen Bergerschen Mikrometerschraube bei 1000 bis 1500facher Vergrößerung einstellte, überhebt mich, glaube ich, dieses Irrtums. Ich möchte also den ganzen Apparat so deuten: Vom Basalkörperchen zieht der Achsenfaden, durch eine ungemein feine Scheide sich bereits bewegend, aber noch nackt, durch den Zellsaum. Dieser, die Scheide bildend, verdichtet sein Wabenwerk an der Ansatzstelle der Cilie zu einem federnden Ring. Ich habe ein Schema (Fig. J) der Cilienstruktur im Durchschnitt gegeben. Die Annahme ist, daß sich die Cilie eben nach links bewegt. Gezogene Pfeile stellen die in der ruhenden Cilie und auf dieselbe wirkenden statischen Drucklinien dar, gestrichelte die durch die Bewegung neu entstandenen mechanischen. Vorausgesetzt nun, daß 1. der Zellsaum aus Wabenwerk besteht, 2. Waben sich senkrecht zur Druckrichtung orientieren, so folgt, daß bei Links-

bewegung der Cilie etwa die mit gestrichelten Linien umschriebenen Stellen die verschiedenst gerichteten Wabensysteme aufweisen. Da ferner bekanntlich Licht, je öfters es gebrochen wird, um so mehr an Intensität verliert, gleichartig gerichtete Waben dasselbe also leichter durchlassen als ungleichartig gerichtete, so müssen selbstverständlich die umschriebenen Stellen am dunkelsten aussehen. Die linke ist im gegebenen Fall größer, fällt also besonders ins Auge. Durch den Wechsel des Schlagens entsteht die größere Stelle einmal links und einmal rechts, und dies ruft den Eindruck des Vibrierens hervor. Diese Vorstellung sei mehr als eine Vermutung denn als eigentliche Erklärung hier beigefügt. Man kann sich das obere Basalkörperchen als auch durch Plasmaverdichtung vorgetäuscht oder als ringförmige kompaktere Ausscheidungen des Zellsaums vorstellen.

Der Übergang der Cilie in den Zellsaum und ihr allen chemischen Reagentien gegenüber gleiches Verhalten mit diesem lehrt, daß beide — die Cilie natürlich nur in ihren äußeren Teilen — aus ein und derselben Substanz bestehen. Das lehrt auch die Färbbarkeit. Auch der Ring färbt sich nicht mit den Basalkörper- sondern stets mit den Zellsaum-Cilienfarben intensiver. Cilien bestehen also dem Zellsaum gleich aus einem dichten, gelatinösen, homogen aussehenden Plasma. Anders der Achsenfaden, der in Festigkeit und Färbung dem Basalkorn entspricht. Selbst wenn wir mikroskopisch nicht imstande wären, diese Differenzierung im Aufbau der Cilie zu beobachten, so müßten wir sie postulieren, da tatsächlich aus den Messungen Engelmanns (45, 46) und andrer hervorgeht, daß die Cilien rein statisch den denkbar stärksten Druckkräften ausgesesetzt sind. Ihre mechanischen Leistungen, die nach sorgfältigen Berechnungen im Verhältnis denen unsrer besten Dampfmaschinen gleichkommen, erfordern diese statische Unterlage im Bau. Wir haben also in dem Zusammenhang der weicheren umgebenden mit der harten inneren Masse das vollendetste statische Prinzip zu erblicken, das mutatis mutandis die moderne Technik, z. B. im Eisenbeton, anzuwenden versucht hat. So möchte ich denn auch mechanisch dem Achsenstab bzw. dem Basalkörper nicht die fast alleinige Rolle zuschreiben, wie ja schließlich auch im Eisenbeton dem Beton allein mehr Tragkraft zukommen würde als dem Eisen allein. Dazu nötigt mich folgendes: 1. Das Schlagen von pseudopodienähnlichen Gebilden ohne nachweisbaren Achsenfaden oder Basalkörper, 2. Das sehr leichte Durchreißen des Achsenfadens oberhalb der Basalkörper bei mechanischen und chemischen Einwirkungen. 3. Die große Widerstandsfähigkeit von Cilie und Alveolar-

saum. Möchte ich demnach den Hauptpunkt des Widerlagers an die Stelle der Verbindung der Cilie mit dem Zellsaum legen, so spricht auch manches dafür, daß das kinetische Centrum an diese Stelle und nicht in die Basalkörper gelegt werden soll. 1. Das Schlagen von Cilien ohne solche (Gruber). 2. Der allgemeine Mangel irgend einer anatomisch nachweisbaren Verbindung zur Reizübertragung von einem Basalkorn zum andern – einen einzigen solchen Fall hat Schuberg (204) bekanntgegeben. 3. Die nach den verschiedenen Autoren sehr wechselnde Lagerung des Plasmas, bald in dichtem Zellsaum, bald am äußersten Zellrand, bald unter dem Zellsaum, was schwer begreifen läßt, daß in so verschieden viskösem Plasma die Leitung sich ähnlich sei. 4. Der Umstand, daß Zellen mit den kompliziertesten Basalkörpern, wie sie z. B. Frenzel (62) beschrieben hat, keine andre Wimperbewegung zeigen als solche mit einfachen. 5. Die Quellungserscheinungen lassen sich, wie ich glaube, auch nur in diesem Sinne deuten. Ich muß zu diesem Behufe weiter ausholen. Bekanntlich ist die Schwingung pseudopodienähnlicher, wohl basalkörperchenloser Cilien meist sehr langsam. Schnell ist die der mit Basalkörperchen und Zellsaum ausgestatteten Zellen, am schnellsten die letztere bei Quellung des Plasmas und Zellsaumes. In letzterem Fall liegen die Basalkörper dem äußersten Zellrand an. Im ersten Augenblick scheint es, daß den Basalkörpern allein die wichtigste Rolle zukomme, da den Cilienzellen, in denen sie nicht vorhanden sind und die wohl die geringste Viskosität besitzen, die langsamste, den gleichfalls verflüssigten basalkörpertragenden dagegen eine gesteigerte Bewegung zukommt. Dem ist aber nicht so. Engelmann (45) und nach ihm Rossbach (194) haben gesagt, daß durch Verflüssigung des Plasmas eine leichtere Verschiebbarkeit der Moleküle eintrete, und haben so die Beschleunigung bei Quellung erklärt. Dem scheinen die schwingenden Pseudopodien zu widersprechen. Hier mag die molekulare Bewegung noch so groß sein, die Cilienbewegung ist langsam. Dies erklärt sich aber daraus, daß die Zelle wegen ihres geringen Viskositätsunterschiedes in dem umgebenden Medium nicht die nötige Eigenfestigkeit besitzt, um sich rasch zu bewegen. Es fehlt da vor allem an der Ansatzstelle der Cilie ein Fixpunkt, der die nötige Widerstandsfähigkeit für ein plötzliches Bewegen des Cilienhebelarmes hätte. Die Bewegung muß demnach langsam sein. Ja, nicht nur dies. Geht in einem Pseudopodium plötzlich irgend ein an beliebiger Stelle desselben liegender Punkt in den Gelzustand über, so kann dieser Punkt den Ansatz für einen neuen Hebelarm bilden. Bekannt ist ja

das plötzliche Abknicken von Pseudopodien und ihr Schlagen von irgend einer Stelle an. Bleibt die Gelbildung nicht konstant an einer bestimmten Stelle, sondern wechselt sie dieselbe, so entstehen die merkwürdigsten schraubenförmigen Bewegungen von Pseudopodien, die Gruber (76) beobachtet hat. Selbstverständlich geht diese Bewegung vor sich, ohne daß an ihrem Fixpunkt ein Basalkörperchen sich gebildet hat. Daß aber in völlig verflüssigten basalkörpertragenden Zellen die Bewegung nicht verlangsamt, sondern beschleunigt wird, erklärt sich so: 1. Leichtere Verschiebbarkeit der Moleküle. 2. Hier wird im Gegensatz zu den ersteren der Ansatzpunkt des Hebels nicht geschwächt, sondern verstärkt. Die Oberflächenspannung, die hier so stark ist, daß z. B. zwei durch die Cilienbewegung kugelförmig gequollene Zellen, die mit größter Wucht umhergetrieben, zusammenstoßen, keinerlei Gestaltsveränderungen zeigen. Wir müssen uns vorstellen, daß die Oberflächenspannung hier das Basalkörperchen gewaltsam in die Ansatzstelle der Cilie hineinreißt und daß dadurch der zu einer raschen Bewegung unumgänglich notwendige Stützpunkt gegeben wird. Eine andre Erwägung führt gleichfalls zum Schluß, daß es nur die äußere Ansatzstelle der Cilie und nicht das Basalkorn sein kann, das die Cilie bewegt. Würde letzteres mit seiner Fortsetzung, dem Achsenfaden, es tun, so müßte bei auch geringer Verflüssigung, bei der der Zellsaum noch erhalten ist, die Bewegung langsamer sein, denn die Stelle des Cilienringes würde durch ihre flüssigere Konsistenz dem Schlag etwas ausweichen, seine Exkursion also erhöhen. Bei stark verflüssigter Cilie würde ferner der Achsenfaden eine Art »Schlag ins Wasser« tun. M. a. W. Die Flüssigkeit würde nicht nach der gewünschten Richtung den Schlag fortpflanzen, sondern ihm nach allen Seiten des Raumes hin ausweichen. Damit würde seine cilienbewegende Wirkung stark geschwächt, wenn nicht gar unmöglich gemacht.

Eine sechste Stütze für meine Auffassung scheint mir die Beobachtung Engelmanns (45) (S. 464) zu liefern, daß bei Einwirkung von Agentien, die a) den Basalkörperapparat in keiner sichtbaren Weise beeinflussen, b) das Plasma, ohne es gerade stets zur Quellung zu bringen, in einer bestimmten Weise alterieren, mehr durch »direkte Steigerung der chemischen Umsetzungen« als »durch Verbesserungen der mechanischen Bedingungen« starke Beschleunigung eintritt.

Fassen wir das oben Gesagte zusammen, so ergibt sich:

a) Sitz der Erregung der Einzelcilie ist ihre Ansatzstelle an der Zelle, gleichviel ob diese in einen scharf abgesetzten Zellsaum differenziert ist oder nicht.

b) Dieser Sitz kann in seltenen Fällen in Teilen der Cilie selbst auftreten.

c) Immer geht er vom außen umgebenden Plasma aus, nie vom inneren Achsenfaden oder Basalkörper.

d) Letztere beide dienen nur als Verstärkung des Stützpunktes und sind nicht zur Flimmerbewegung motorisch unmittelbar notwendig, wohl aber mechanisch.

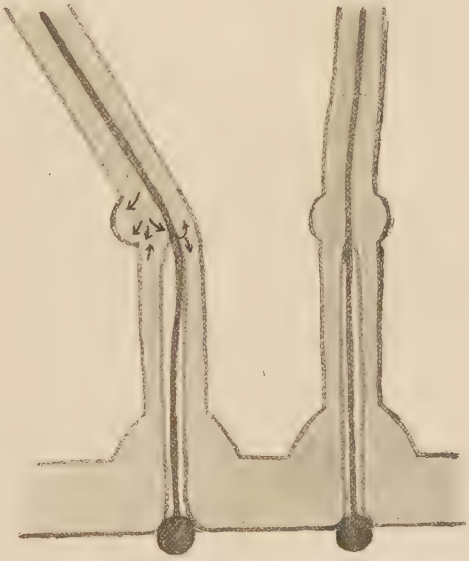
Nun wird auch, wie ich glaube, die Bewegungsmechanik der cilientragenden *Helix*-Darmzelle (Fig. 22) verständlich. Ich glaube, daß ich auch ihre Anatomie erst hier besprechen soll, da diese nur im Zusammenhang mit der Bewegung Interesse bietet und verstanden werden kann. Statt des Zellsaumes trägt der Schneckendarm Stäbchen, die — an allen oder nur manchen Stellen, wage ich wegen mangelhafter Fixierung nicht zu entscheiden — je eine Cilie tragen. Es scheinen diese Cilienanhänge überhaupt ziemlich vergängliche Gebilde zu sein. Ellermann (44) wenigstens konnte sie überhaupt nicht zur Darstellung bringen, sondern beschreibt die *Helix*-Darmzellen als einfache Stäbchenzellen. Der Verlauf ist nach meinen Beobachtungen folgender: Erst ein echtes Basalkorn, dann ein homogenes Stäbchen, das sich am Cilienansatz kugelig verdickt, dann die Cilie. Wichtig ist, daß die kugelige Verdickung nicht von der Substanz der Basalkörner gebildet wird, sondern aus der Substanz der Cilien und Stäbchen besteht; alle diese drei sind also eins. Die Stäbchen sind unbeweglich, also in allem dem gewöhnlichem Zellsaum zu vergleichen. Ich sage dies, ohne diesen Befund auf alle Stäbchensäume verallgemeinern zu wollen, da es bekanntlich eine alte Streitfrage ist, inwieweit beide Objekte Vergleichungspunkte bieten. Die Behauptung, das Basalkorn wäre hier der Cilienbeweger, bedarf wohl kaum der Widerlegung. Es würde, wenn es ein solcher wäre, doch sicher in der oberen Kugel liegen, um einen möglichst kurzen Hebelarm zu haben. Da in dieser aber keinerlei solche Gebilde wahrzunehmen sind, kann nur das umgebende kugelförmige Plasma der Erreger sein. Daß es hier Kugelform besitzen muß, erhellt ohne weiteres aus dem Schema. (Fig. O.)

Aus äußeren Gründen habe ich diesmal meine eignen Versuche vorangestellt, da ich glaubte, sie so am besten im Zusammenhang darstellen zu können. Ich muß nun nachtragen, daß schon die verschiedensten Forscher vorher ähnliche Gedanken hatten. Goldschmidt (73) hat ihre Namen zusammengestellt und sich selbst dieser Auffassung angeschlossen. Seine Anschauung und die Koltzoffs

(135, 136) lassen sich aber, wie ich glaube, besser im Zusammenhang mit der Besprechung der Faserwurzeln darlegen, und so möchte ich sie erst bei dieser Gelegenheit erörtern.

Von älteren Ansichten über die feinere Struktur der Cilien und die sie bewegenden Kräfte sei die Inotagmenlehre Engelmanns (47, S. 407—408) genannt, mit der aber ebensowenig anzufangen ist wie mit der Behauptung Apathys (5, S. 698): »Cilien könnten als kontraktile Primitivfibrillen aufgefaßt werden.« Die Theorien Schäfers (196) und Bendas (letzterer zitiert nach Duboscq) (38) leiden daran, daß ihnen keine sichere Beobachtung zugrunde liegt. Ersterer vergleicht die Cilien mit den Tentakeln der Acineten. Sie sollen außen eine feste Hülle und innen sehr flüssiges Plasma haben, das durch sein Strömen die Bewegung erzeugt. Letzterer führt die wechselnden Kontraktionen auf eine Zusammenziehung der »Mitochondria« zurück.

Fig. 0.



Helix. Darmzelle. Schema der Cilienbewegung.
↑ Die während der Linksbewegung wirkenden Druckkräfte.

Über Bendas »Mitochondrien« läßt sich nicht gut urteilen, solange dieser Forscher nicht mit der rein morphologischen Definition dieser Gebilde physiologische Tatsachen verbindet. Schäfers Theorie entbehrt nicht nur aller morphologischen, sondern auch der rein physikalischen Grundlagen. Denkt man sich in seine Lehre hinein, so kommt man etwa zu folgenden Schlüssen: Die dünne Außenhülle der Cilie muß von einer ungeheueren Festigkeit sein. Diese muß postuliert werden, a) weil die ungemeine Schnelligkeit der Cilienbewegung — man denke daran, daß Engelmann mittels eines Apparates (46) bis zu 15 Schläge in der Sekunde feststellen konnte — einen ganz gewaltigen wechselnden Außendruck auf eine ohne innere feste Stütze versehene Röhre bewirkt; b) weil in gleicher Weise die

wechselnde Innenströmung, die mit großer Gewalt an den Wänden anprallt, gleichfalls eine große Festigkeit der Röhreninnenwand erfordert. Schäfer glaubt nun, daß z. B. selbst korkzieherartige Bewegung der Cilie durch ebensolches Fließen des Innenplasmas zustande kommt. Welche Kraft mag dazu gehören — um einen rohen Vergleich anzuwenden —, um in einen hohlen Gummischlauch eine Flüssigkeit so korkzieherartig hineinzutreiben, daß der ganze Schlauch die gleiche Bewegung annimmt! Nicht ein lokales in der Cilie vor sich gehendes Fließen oder Dichtigkeitsändern stellt sich nämlich Schäfer vor, sondern tatsächlich ein Ein- und Ausfließen des flüssigen Plasmas. So viel des Unmöglichen bietet uns diese Betrachtung, besonders wenn wir noch weiter die Konsequenzen verfolgen, daß wir Schäfers Theorie wohl schon verwerfen können, und dies um so mehr, wenn wir uns erst erinnern, daß schon die einfachen Fließerscheinungen der Acinetententakeln Strukturen von ziemlicher Kompliziertheit erfordern, die, meines Wissens, Hertwig zuerst nachwies und von denen an echten Cilien auch nicht eine Andeutung gefunden wurde. Selbst wenn wir Schäfers Theorie gegen seinen Willen dahin modifizieren, daß die Biegung der Cilie z. B. nach rechts durch selbständige Kontraktion der rechten Röhrenwand unter Austritt des Innenplasmas aus der Wimper in die Zelle und die Streckung durch Nachlassen der Kontraktion und unter Mithilfe von einfließendem, die Innenhöhle der Cilie prall und steif füllendem Plasma vor sich gehe, bleibt seine Theorie unerklärlich. Wie soll z. B. 15 mal in der Sekunde Plasma einen solch relativ weiten Weg hin- und herfließen? Abgesehen davon hätten wir ja damit eigentlich schon das Zugeständnis gemacht, daß das eigentlich Bewegende in der Cilie die Hülle sei. Schränkt man endlich Schäfers Ansicht dahin ein, daß das innere flüssige Plasma nur durch rein lokale Strömungen in der Cilie oder durch örtliche Gel- oder Solbildungen die Cilie in Bewegung setze, so bleibt immer noch das zu bedenken: Der relativ ziemlich lange, gedachte Hebelarm von der Cilienaußenwand zum Ciliencentrum hat seinen Fixpunkt in einem mehr oder weniger flüssigen Medium, seine Wirkungsstelle an einem ziemlich festen Gebilde, zwei Momente, die sich ohne weiteres ausschließen. Ich habe mich länger bei Schäfers Theorie aufgehalten, namentlich deshalb, weil sie genau das Gegenteil unsrer heutigen Auffassungen lehrt.

Erst Leydigs (1885) (zitiert nach Goldschmidt 73]) theoretische Erwägungen führten dazu, »zwischen etwas aktiv sich Bewegendem und passiv Bewegtem, zwischen dem halbflüssigen kontraktilen und

dem festen elastischen Element zu unterscheiden.« Diese Auffassung wurde, wie gezeigt, seitdem zur herrschenden.

Zur Erörterung der Einzelbewegung der Cilie kann noch folgende Beobachtung gefügt werden: Simroth (210), Engelmann (45 u. 47), Kühne (138), Verworn (229) — letzterer an Vorticella- und Spirostomumwimpern sowie an Ctenophorenruderplättchen —, Peter (175) und viele andre Forscher sahen an abgerissenen Cilien keine Bewegung mehr, eine Tatsache, die ich auch bestätigen kann und die Peter eben für die Lehre von der kinetischen Funktion der Basalkörper ausgenützt hat. Sie ist aber nicht beweiskräftig, da ja damit auch der Zusammenhang mit dem Zellsaum und infolgedessen wohl auch die eigentliche Ciliensubstanz zerstört ist. Für unsre Ansicht spricht dagegen gerade der Stillstand bei Zellsaumzerfall, wobei die widerstandsfähigeren Basalkörper wohl kaum alteriert werden. Auch die schon von Engelmann (45) beobachtete Erscheinung, daß bei Cilienstarre sich ein Gerinnsel bildet, die Starre aber durch Wirkung von Säuren und Alkalien bisweilen wieder aufgehoben werden kann, läßt sich so erklären, daß in ersterem Fall eine Zusammenklumpung der kontraktilen Substanz entsteht, die, erst durch den neuen Reiz wieder verflüssigt, ihre Molekularverschiebung von neuem erhält.

e) Flimmerung im Zusammenhang und Reizübertragung.

Über das Wirken des Wimperspiels im Zusammenhang war es der Forschung bisher nicht möglich, allgemeiner befriedigende Gründe anzugeben. Ich begnüge mich deshalb mit einer Einteilung der Arten der Flimmerung und der Aufzählung einiger besonders bezeichnender Versuche. Man kann also unterscheiden zwischen einem synchronen Schlagen, z. B. eine einzelne Membranelle oder ein einzelnes Ruderplättchen, und metachronen, z. B. die Summe der Membranellen. Funktionell könnte man trennen zwischen Cilien, die zur Bewegung des eigenen Körpers (Protozoen, Metazoenlarven) und solchen, die zur Bewegung von Fremdkörpern dienen (Protozoen und Metazoen). Hier kann man vielleicht unterscheiden zwischen Einführung von nützlichen (nahrungeinführende Darmepithelien) und Ausfuhr von schädlichen Stoffen (nach außen schlagendes Epithel der Bronchien der Lunge, die die Staubteilchen und andre schädliche Elemente vor dem Fallen in die Alveoli bewahren und zurückflimmern).

Ein weiteres Moment ist die sehr lange Dauer der Flimmerung der Metazoencilien, die von dem übrigen Körper getrennt sind, worauf Valentin (226), Engelmann an den verschiedensten Stellen,

Albertoni (2), Schumacher (206) und zahlreiche andre aufmerksam gemacht haben.

Auch der Wechsel der Bewegung bietet manches Interessante, besonders bei den Protozoen. Nicht nur, daß hier die einzelne Geißel plötzlich mehr als Sinnesorgan tastend denn als Bewegungsorgan schlagend sich betätigen kann, durch Ausscheiden eines Klebstoffes das Tier bewegt oder sich durch Anlagerung an das Tier wie eine undulierende Membran betätigt (letztere beiden Fälle wurden von Goldschmidt [73, S. 116—117] beobachtet) oder gar ganz zu einem Pseudopodium wird, auch der Rhythmus der Bewegung zeigt die größte Abwechslung.

Verworn (228) hat aufs eingehendste das Umschlagen der Wimpern in die entgegengesetzte Richtung, ihr plötzliches Stillstehen, das Widererwachen der Bewegung, Wallengren (235) die Bewegung der noch nicht erwachsenen Cilien geschildert. Bei Metazoen sind Veränderungen der Bewegung viel seltener beobachtet worden, da hier dieselbe mehr automatisch verläuft, immerhin sahen hier nach Engelmann (45) schon Purkinje und Valentin ein Umschlagen in die entgegengesetzte Richtung, und Engelmann (45) nahm, allerdings erst nach Einwirkung »zu konzentrierter Kochsalzlösung« wahr, daß an Kiemenepithelien »die Bewegungen auf mehreren Zellreihen erlöschen können, dann aber plötzlich an einer oder mehreren der Zellreihen die Wimpern schlagen, erlöschen und wieder schlagen können«. Verworn beobachtete, daß bei einem Einschnitt in die Pellikula bei Infusorien die Metachronie der Bewegung gestört wird, und das gleiche trat ein, wenn er bei Ctenophoren ein Ruderplättchen zurückhielt. Ich sah an *Stentor*-Cirren in Kirschgummilösung, daß sich eine Cirre zu mehreren Cilien auflöste. Ohne jegliche Schädigung der Zellpellikula sah ich, daß die Cilien vollkommen unregelmäßig durcheinanderschlugen. Wie diese Unregelmäßigkeit zu deuten sei, lasse ich dahingestellt.

B. Faserwurzeln.

a) Historisches.

Friedreich (63, 64), dem wir wohl die erste bestimmte Ansicht über die Funktion der Faserwurzeln verdanken, betrachtet sie als zur Ernährung der Zelle dienende Röhrensysteme, indem er sagt: »Nach dem, was ich namentlich an den Epithelien des Ependyms gesehen habe, schien es keinem Zweifel zu unterliegen, daß . . . . . die Zahl der an dieser Lokalität bekanntlich in Form einfacher Linien sich

darstellenden Cilien mit der Zahl der Strichelungen im Deckelsaume« (Zellsaum ego) »und der durch die Zellen hindurchtretenden Fäden kongruierte, und es dürften vielleicht weitere Forschungen und vollkommenere Instrumente den bestimmten Beweis dafür liefern können, daß diese von der Spitze der Cilien bis zum Grunde der Zelle gehenden Linien ein System unermeßbar feiner Kapillarröhrchen darstellen, in welchen ein die Resorptionsrichtung an freien Oberflächen transsudierter Feuchtigkeitsmengen und etwa hier stattfindender molekulärer Niederschläge bestimmendes Straßensystem gegeben wäre«.

Stuart (220) hält die von ihm in den Flimmerzellen des Velums von Eolinidenlarven aufgefundenen Fasern in eigenartiger Weise für kontraktil. Durch diese Faserwurzeln, welche wahrscheinlich mit den Cilien in Verbindung stehen, soll genau in dem Augenblick, in dem die Cilienbewegung einsetzt, der Kern von den Wurzeln hin und her geschoben werden.

Simroth (zitiert nach Engelmann [45, S. 521]) hält sie gleichfalls für kontraktil. Er glaubt nach Untersuchungen an *Stentor*, daß sie durch abwechselnde muskelartige Kontraktion das Hin- und Herschlagen der Cilien erzeugen.

Engelmann (48, S. 528—533) glaubt, daß sie zur Ernährung der Cilien dienen. Seine Folgerung ist diese (S. 528): . . . »Bei allen Arten von Flimmerzellen habe ich mir wiederholt die größte Mühe gegeben, Bewegungen des Zellprotoplasmas, der Wimperwurzeln, der Wimperfußstücke, der Zellkerne oder sonst welcher inneren Zellbestandteile zu entdecken oder künstlich, durch Induktionsströme oder Stromstöße, thermische oder chemische Reize hervorzurufen, aber ausnahmslos mit negativem Erfolg.« Nachdem er somit die Auffassung ihrer Kontraktilität für beseitigt glaubt, sagt er (S. 530—531), daß man bei ihnen an Nervenfasern, besonders bei den Randwimpern von *Stylonychia mytilus*, denken könne. Doch seien chemische und physikalische Eigenschaften zwischen Nervenfasern und Faserwurzeln völlig verschieden. Achsenfäden mit Doppelbrechung und dieser Steifheit und Schwerlöslichkeit seien unbekannt. Für Stützorgane (S. 531—532) seien sie wiederum zu weich und vergänglich und würden sich zu leicht von den Wimperfußstücken lösen. Sie können also nur noch »zur Ernährung der Cilien und speziell vielleicht für ihr Wachstum, ihre Neubildung von spezifischer Bedeutung sein«.

Nussbaums (172) Darlegung ist in Kürze nicht gut wiederzugeben. Ich zitiere deshalb möglichst seinen Wortlaut, um so mehr, als es in

den verschiedenen Zitaten einfach heißt, er sei der Entdecker der Kontraktilität der Faserwurzeln, was, wie ich glaube, nicht zutrifft. An den faserwurzellosen Flimmerzellen der Harnkanälchen von *Raja clavata* glaubt er folgendes beobachtet zu haben: »Die Höhe der Zelle nimmt isochron mit dem Schlagen der zugehörigen Cilien ab und zu, die Zelle kontrahiert sich.« Er vermutet daraus schließen zu müssen, daß die Cilienbewegung durch ein Hin- und Herfließen des Zellprotoplasmas entsteht. Als zweites Objekt untersuchte er die Darmzellen von *Anodonta* und stellte hier die Kontinuität: Cilie — Basalkörperchen — Faserwurzel fest. Über diese Zellen sagt er: »Bei einem derartigen Bau der Zellen darf man sichtbare Bewegungen des Zellenprotoplasmas nicht erwarten wollen. Die in der Plagiostomenniere an lebenden Flimmerzellen konstatierten Kontraktionen erlauben aber immerhin, auch bei den übrigen Wimperzellen eine Protoplasmabewegung als Grund der Flimmerung anzunehmen, wenn wir auch darauf verzichten müssen, diese Bewegung selbst, bei der Kleinheit der in Frage kommenden Verschiebungen, zu sehen. Die gelungene Isolation von Cilie und zugehörigem Faden und die Differentiation der Fäden in zwei Substanzen, von denen die eine mit der Substanz der Cilien, die andre mit dem Zellprotoplasma dem Aussehen nach identifiziert werden darf« (er meint Basalkörper bzw. Faserwurzeln, »macht die Vermutung Engelmanns vom Zustandekommen der Flimmerung an diesen Stellen durch eine Protoplasmabewegung entlang der im Innern der Zelle befindlichen elastischen Fortsetzungen der Cilien sehr wahrscheinlich«, (Engelmann hat nie eine solche Ansicht ausgesprochen, ego), »demgemäß sind die Cilien elastische Anhänge der Zellen und werden durch innere Verschiebungen des zugehörigen Protoplasmas bewegt«.

Bei Gaule (69), dem in der Literatur zuweilen eine eigne Faserwurzeltheorie zugeschrieben wird, konnte ich nicht viel mehr finden, als daß er die in den Kiemenflimmerzellen der *Aricia foetida* vorkommenden Faserwurzeln für quergestreift hält.

Prenant (zitiert nach Fürst) (67) »gibt die Cilien als den beweglichen Teil, die Basalkörperchen als den eigentlichen Motor der Bewegung (wie Peter) und den Kegel als den chemischen Bereiter der Bewegung an.« (»Le cil est mobile; le corpuscule basal est moteur; la racine prépare chimiquement le mouvement.«) »Das Cytoplasma (Trophoplasma) bildet das nötige Kinoplasma, aus welchem der Kegel besteht«.

Nach Benda (15) bestehen die Faserwurzeln aus »Mitochondrium«, womit physiologisch natürlich nichts gewonnen ist. Nach Fürst (67)

glaubt Prenant, daß die »Mitochondria« mit seinem »Kinoplasma« identisch ist. Eimer (42) ist der Ansicht, daß die Wurzeln Nervenfasern darstellen, ohne eine nähere Begründung dafür zu geben.

Apathy (3, 4, 5) hält die Faserwurzeln für Neurofibrillen. Im übrigen war es mir vielfach nicht möglich, zu einer klaren Auffassung über die in seinem Hauptwerk (5) geäußerten Ansichten zu gelangen. Beispielsweise führe ich hier einige Stellen aus seiner Schrift an:

S. 699: Die Fibrillen sind »graublau« bis »schwarzviolett«.

S. 703: Die Basalkörperchen sind »dunkelkirschrot« und sollen wegen dieser intensiveren Färbung sich deutlich von ersteren abheben.

S. 699: Das Basalkorn ist »nicht dicker« als die Neurofibrille.

Schema (Fig. M): zeigt es halb so dünn wie diese.

Schema (Fig. M): Die »grauvioletten« Fibrillen sind ganz hell, das »dunkelkirschrote« Basalkörperchen fast schwarz gezeichnet.

S. 699 hält er »eine intracelluläre Fortsetzung« der Cilie »nicht für ausgeschlossen«.

S. 704 kann er «genaueres über die Form« dieser Fortsetzung zwar »schwer entziffern«, beschreibt aber trotzdem an ihr, daß sie »sich verdickt und dann einschnürt«.

Im Schema alternieren Cilien und Faserwurzeln (Fig. M)

S. 704: »ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß letztere doch in die Fortsetzungslinie der Cilien fallen.«

Nur der Vollständigkeit halber und aus dem Grunde, weil Apathy auf Grund seiner Goldchloridmethode an der Typhlosolis, also mit der gleichen Methode am gleichen Objekt zu einer von der meinigen so verschiedenen Ansicht kam, möchte ich hier versuchen, die Grundzüge seiner Auffassung zu geben. Im übrigen und zur allenfallsigen Klärung obiger Zitate verweise ich auf sein Werk.

Apathys Färbung mit Goldchlorid ergab eine diffuse Färbung von Cilie und Zellsaum. Dennoch glaubt er die Cilie durch ihn hindurchtreten gesehen zu haben. Im Plasma setzte sie sich noch etwas fort. Neben einer jeden solchen Fortsetzung, also zwischen den Cilien, lag ein sehr feines dunkles Körnchen, von dem ein Fädchen zu einem zweiten hinabzog, von dem wiederum eine Faser ausging. Diese gleichfalls deutlich gefärbten Fasern liefen zusammen und vereinigten sich in einem geschlängelten, am Kern vorbeiziehenden Endfaden. Ein Austritt desselben an der Basis der Zelle wurde nicht beobachtet. Der ganze Faserapparat, also Endfaden, Fasern und

Körnchen, besteht aus Nervenprimitivfibrillen. Den Beweis dafür liefert Apathy (5) die gleich intensive und gleichgeartete Färbung mit Goldchlorid. Da aber nach Apathy die Nervenprimitivfibrille »leitendes Element des Nervensystems« ist, so kommt diese nervös leitende Eigenschaft den Faserwurzeln zu.

Kupelwieser (140) glaubt, daß den Faserwurzeln die Funktion von »Richtstäben« zukomme. An den von ihm studierten Zellen der Corona der Larve von *Cyphonautes* dringt die Faserwurzel in den spitz zulaufenden unteren Fortsatz der Zelle ein. »Die Stammfaser läßt sich bis zum Coronanervenbündel verfolgen, mit dem sie in innigen Kontakt tritt.« Viele Nervenfibrillen ziehen zu je einer Stammfaser hin. »Die Stammfaser tritt nur mit ihrem Ende in Kontakt mit den Fibrillen; ob sie dort von ihnen umsponnen wird, oder ob die Fibrillen hier inserieren oder in die Stammfaser eintreten, entzieht sich der Beobachtung.« Die Verbindung: Nervenfaser-Wurzelfaser ließe sich vielleicht erklären, wenn man die Wurzeln nicht selbst als leitende Fasern, sondern als Richtstäbe auffassen würde, die die herantretenden Fibrillen in bestimmte, von einander isolierte Bahnen, also nach der Cilie leiten sollen. »Damit ließe sich auch die bis jetzt plausibelste Auffassung der Wurzeln, an die kein Nervenzutritt konstatiert werden konnte, als rein mechanische Verankerungen der Cilien im Zelleib (Eismond) wohl verbinden.«

Fürst (67) hält den sogenannten Haarapparat an den Haarzellen der Crista acustica des Lachses, bestehend aus Haar, Scheibe und Conus, den ich oben beschrieb, für ein »Empfindungsorgan der Haarzelle«, doch haben diese Zellen wahrscheinlich nichts mit Flimmerzellen zu tun.

Eine französische Auffassung — es ist mir nicht mehr erinnerlich, wer sie aussprach — besagt, daß die Faserwurzeln zum Halt der Cilien gegen den Überdruck im Plasma dienen, der durch Nahrungsspeicherung in Darmzellen noch erhöht wird.

Vignon (230—232) hält die Faserwurzeln lediglich für bestimmt gerichtete Teile des Protoplasmanetzes. Brasil (22) S. 162 sagt: »Leur présence ailleurs qu'au pied des cils, leur absence possible à la base de ceux-ci conduisent Vignon (1902) à réduire beaucoup l'importance des racines ciliaires: ce ne sont plus que des portions réguliarisées du réseau cytoplasmique, elles ne constituent pas un organe moteur.«

Brasil (22, S. 162) sagt auf Grund seiner Studien an Polychäten, in deren Verdauungsapparat er sehr schöne Faserwurzeln darstellen

konnte, über ihre Bedeutung folgendes: »De mes recherches je ne conclurai pas que la racine ciliaire possède une fonction nutritive, nerveuse ou motrice, mais je déduirai qu'elle est nécessaire à l'existence du cil puisque sa disparition est suivie de la dégénérescence de ce dernier. Du fait aussi que les racines ciliaires présentent un maximum de développement dans les éléments de la gouttière intestinale, éléments qui ne sont ni des appareils d'absorption et dont le rôle paraît étroitement confiné à la production de courants dans la cavité digestive, je déduirai encore ceci, que l'importance massive des racines ciliaires est en relation directe avec l'activité de la partie mobile de l'appareil vibratile, c'est-à-dire avec l'activité du cil proprement dit.«

Maier (156) vermutet mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Membranellen und Cirren der Infusorien, daß die basalen Fortsätze lediglich »die Funktion von Stützgebilden« haben. Dem Einwand, als ob die in das nachgiebige Innenplasma sich erstreckenden Gebilde dort nicht genug Halt für diese Aufgabe hätten, begegnet er mit dem Vergleich des Segelschiffs, dem durch seinen verlängerten Kiel gleichfalls mehr Halt verliehen würde, wenngleich derselbe ebenfalls nur eine Flüssigkeit zum Anhaltspunkt hätte.

Schuberg (203) hat sich meines Wissens nicht positiv über diese Frage geäußert. Für ihn steht nur soviel fest, daß die Basallamellen, wie sie sich bei *Stentor* finden, sicher keine kontraktilen Elemente sind, da ihnen hierzu im flüssigen Protoplasma die nötige Ansatzstelle fehlt.

Für Heidenhain sind die Faserwurzeln der Metaoenzellen Stützorgane.

Lenhossék [zitiert nach Henry (103 und Fürst 67] gibt keine bestimmte Erklärung für ihre Bedeutung, hält sie aber der Struktur nach für varikös.

Metalnikoff (162) hält die Gebilde für nervös gleich Apathy. Bei ihm reichen die Fasern bis zur Basis der Zelle. In einem einzigen Fall glaubt er eine Verbindung mit zutretenden Nerven gesehen zu haben. Die Cilien alternieren mit den den Wurzeln aufsitzenden Knöpfchen.

Polowzow (179) S. 385 glaubt, daß die Faserwurzeln von *Anodonta* vielleicht in ähnlicher Weise zur Secretausstoßung dienen wie die Fasern im *Lumbricus*-Darm.

Ich glaube hier erwähnen zu müssen, daß mit Ausnahme von Stuart (220) und Nussbaum (172), die ihre Beobachtungen am Leben,

allerdings noch mit sehr unvollkommenen Hilfsmitteln gemacht haben, keiner der genannten Autoren auf Grund einer bestimmt gerichteten Wahrnehmung, besonders am Lebenden, oder eines Experimentes sich seine Anschauung gebildet hat. Es sind dies also lediglich Deduktionen, denen eine tiefere Grundlage fehlt.

Die Histologie des Geißelapparates der *Mastigella vitrea*, an der Goldschmidt (73) seine biologischen Studien machte, habe ich geschildert, ich gehe also jetzt zu diesen selbst über.

Goldschmidts Beobachtungen (73) möchte ich, obwohl auf ihnen vom Autor bereits auch eine Bewegungstheorie der Cilien überhaupt aufgebaut wurde, die den Grund zu den oben angeführten Äußerungen legte, erst hierherstellen, da sie nicht wohl in zwei Teile zu trennen sind.

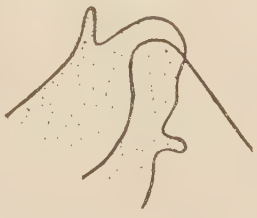
Goldschmidts Worte lauten also (l. c. S. 102—106: »Das was bei ihrem Studium« (sc. der Geißel der *Mastigella*) »zunächst in die Augen fällt, ist, daß sie uns in zwei ganz verschiedenen Formen vor Augen tritt, wie Fig. 2 und 3 zeigt. Im einen Fall erscheint sie als ein dünner Faden von Körperlänge und darüber, im andern als eine ziemlich kurze, starre Borste. In ersterem Zustand finden wir sie hauptsächlich bei Tieren im Ruhezustand (Fig. 2) und bei fressenden Tieren (Fig. J), in letzterem teils bei ruhenden und stets bei wandernden Tieren. Im ausgestreckten Zustand sehen wir die Geißel an irgend einer Stelle aus dem Ectoplasma entspringen. An ihrem Ursprung liegt stets ein stark lichtbrechendes Körnchen. Diese Stelle nimmt keine bestimmte Lage ein, sondern wird durch die Bewegungen des Ectoplasmas bald hierhin, bald dorthin verschoben, bald auf einen nicht markierten Punkt der Oberfläche, bald auf die Spitze eines Pseudopodiums. Der Geißelfaden selbst hängt in diesem Zustand schlaff in das Wasser und führt oft lange Zeit keine Bewegung aus, abgesehen vom passiven Flottieren. Nur hie und da führt er einen plötzlichen, aber recht matten peitschenartigen Schlag aus, um dann wieder stilzuliegen. Charakteristisch ist, daß in diesem Zustand das äußerste Ende der Geißel stets ösenförmig umgebogen oder zu einem plasmatischen Klümpchen verdickt ist, wie die Fig. 33 zeigt, die die Geißelspitze in drei verschiedenen Typen darstellt. Bei fressenden Tieren . . . hängt die Geißel in diesem Zustand irgendwo seitlich an der Körperoberfläche und führt überhaupt keine Bewegung aus (Fig. J). Von einer Funktion der Geißel kann in diesem Zustand wohl keine Rede sein.

Anders, wenn sie die borstenartige Form zeigt, ein Zustand, in

dem sie außer der Kürze wesentlich dicker erscheint. In dieser Form liegt sie nie ruhig, sondern befindet sich stets in aktiver oder passiver Bewegung. Die erste besteht entweder in einem ruhigen Hin- und Herpendeln mit einer Amplitüde von 180°, wobei das ganze Organ bortenartig starr bleibt. Dazwischen wird einmal wieder die Stellung zum Körper durch einen schnellen Schlag um 180° gewechselt. Der Schlag ist dann so, wie wenn man eine gespannte Gerte schnicken läßt. Hie und da werden aber auch ein paar schnelle peitschenartige Schläge ausgeführt. Die passive Bewegung wird durch die ständige Verschiebung des Ectoplasmas bedingt, die die Geißel immer auf der Wanderung erscheinen läßt. —

Bei einem auf der Wanderung befindlichen Tier sitzt die kurze Geißel dagegen stets auf der vordersten Spitze des vorankriechenden Ectoplasmazapfens. Sie wird dabei meist starr in die Bewegungsrichtung gestreckt und bei schnell wandernden Tieren überhaupt nicht bewegt. Ist die Wanderung aber verlangsamt, so pendelt sie auch hier hin und her und wird von vorfließendem Ectoplasma bald mehr nach rechts, bald mehr nach links geschoben.« Im folgenden schildert Goldschmidt die basalen Strukturen der Geißel und fährt fort (S. 106): »Die Elastizität, die der ganzen Einrichtung zukommt, erhellt sehr schön aus Präparaten, in denen das Tier gerade in dem Moment abgetötet wurde, in dem es im Begriff stand, seine Richtung zu ändern: dann erscheint die Geißelwurzel in elegantem Bogen in die neue Richtung gekrümmt«. (Fig. M) (ego Fig. P). »Nach dieser Schilderung brauche ich wohl gar nicht weiter zu betonen, daß die lange schlaffe Form dieses Wurzelapparates der Geißel durch Ausstoßung aus der borstenartigen Form hervorgeht.« Nachdem Goldschmidt an andrer Stelle dann (S. 118—119) die theoretischen Ansichten über den Bau der Cilie, die Entdeckung der Achsenfäden und darangeknüpfte Folgerungen der verschiedenen Forscher besprochen, fährt er fort (S. 119—120): »Meine oben geschilderten Beobachtungen an *Mastigella vitrea* liefern nun dieser Auffassung« (gemeint ist die des kontraktilen Außenplasmas und des festeren Achsenstabes), »wie ich glaube, eine weitere Stütze. Wenn wir die Geißel der *Mastigella* im kurzen borstenartigen Zustande starrer und dicker fanden als im langen ausgestreckten Zustande, in dem sie schlaff herunterhing, und wenn wir dazu den

Fig. P.



Mastigella Geißel (nach Goldschmidt).

eigenartigen oben geschilderten Wurzelapparat nehmen, so müssen wir dem Ganzen wohl folgende Deutung unterlegen. Die Geißel besteht aus einem elastischen Achsenfaden, der von einer Protoplasmahülle überzogen ist. Dieser Faden hat eine beträchtliche Länge und wurzelt im Entoplasma. Ist das Entoplasma weit von der Geißelursprungsstelle zurückgezogen, so liegt der Achsenfaden zum größten Teil innerhalb des Protoplasmas, wie es tatsächlich die Beobachtung zeigt (Fig. 32)" (ego Fig. K). »Da die Geißel aber im höchsten Falle so lang sein kann wie der Achsenfaden, wie ohne weiteres aus der Dynamik der Flüssigkeiten hervorgeht, wie es besonders klar Koltzoff (1906) entwickelte, so haben wir eine kurze Geißel, die deshalb aber ziemlich dick erscheint, weil um den Achsenfaden das Geißelprotoplasma in seiner gegebenen Menge sich anhäuft. Nähert sich aber das Entoplasma dem Geißelursprung, so wird der Achsenfaden ausgestoßen und dementsprechend verlängert sich die ganze Geißel, da das ihn umgebende Protoplasma jenem Faden adhäriert. Ist der ganze Faden ausgestoßen, so hat die Geißel ihre maximale Länge erreicht; sie muß jetzt natürlich dünner erscheinen, weil die gleiche Plasmamenge sich auf viel größeren Raum verteilt. Ihre geringere Kontraktionsfähigkeit erklärt sich aus dem gleichen Grunde, gleichzeitig ein schönes Beispiel dafür, daß der Sitz der Bewegung in der äußeren Plasmahülle liegt. Die Unfähigkeit zu schnellen energischen Schwingungen im ausgedehnten Zustande erklärt sich aus der Elastizität des Achsenfadens, dessen Eigenschwingungen ja von seiner Länge abhängig sind. Nach dem vorhergehenden muß die Scheide, die den Achsenfaden in zurückgezogenem Zustande umgibt, als eine Art von Führung angesehen werden, und das gleiche gilt für das basalkörperartige Korn an der Geißelbasis, das wohl sicher die Form eines Ringes hat. Es ist dann aber nicht nur Führung, sondern auch Widerlager für die elastischen Eigenschwingungen des Achsenstabes. Ich glaube, es möchte sich lohnen, diesen Gedankengang auch auf die Flimmerzellen auszudehnen, und es sollen auch diesbezügliche Versuche ausgeführt werden.«

c) Eigene Versuche.

Herr Dr. Goldschmidt, der hiermit schon die Vermutung ausgesprochen hatte, daß die Faserwurzeln bei den Metazoen eine ähnliche Bedeutung haben, gab mir, als ich eben *Anodonta* untersuchte, den Rat, die Zellen der Typhlosolis, die bekannt wegen ihrer herr-

lichen Wurzeln sind, in Wasser und in einer wässerigen Kirschgummilösung zu untersuchen.

Der ihn hierzu bestimmende Gedankengang war etwa folgender: Ist die auf Grund der *Mastigella*-Beobachtung gemachte Deutung richtig, so kann die Verkürzung der Cilien nur die Bedeutung haben, ihren mechanischen Effekt zu ändern, d. h. verkürzte Cilien schlagen nach dem Pendelgesetz schneller und entwickeln dadurch größere Kraft. Von biologischer Bedeutung kann dies nur sein, wenn ein größerer Widerstand zu überwinden ist. Dieser Fall tritt ein, wenn man die Cilien in ein dichteres Medium bringt. Ein solches, zugleich völlig unschädliches Medium ist bekanntlich die Kirschgummilösung, die man auch verwendet, um Infusorien am schnellen Schwimmen zu verhindern.

Nachdem einige Versuche aus rein technischen Gründen mißglückt waren, zeigte sich jedesmal, daß in Kirschgummi die Cilien eine bedeutende Verkürzung erlitten. Ich möchte hierbei erwähnen, daß ich bei meinen allerbesten gelungenen Beobachtungen weder von der Untersuchung Goldschmidts Kenntnis hatte noch irgendwie von vornherein ein bestimmtes Ergebnis forderte, sondern ganz unbefangen meine Untersuchung ausführte. Erst dann las ich die *Mastigella*-Ergebnisse und wurde mir der theoretischen Bedeutung der Cilienverkürzung bewußt. Auf den Rat von Herrn Dr. Goldschmidt dehnte ich diese ersten Versuche weiter aus und erstreckte sie auf folgende Objekte:

1. Von den Zellen der Typhlosolis wurden im Leben
   a) 111 Messungen in Wasser und
   b) 83 in Kirschgummi unternommen. Gemessen wurde bei 1000facher Vergrößerung.

2. Mehrere in Wasser bzw. Kirschgummilösung befindliche Typhlosolisstückchen wurden in diesem Zustand fixiert. Es geschah dies, um die genaue Länge der Cilien und ihrer Verkürzungen, die im Leben natürlich nicht so gut beobachtet werden konnte, zu ermitteln. Die folgenden Messungen beziehen sich alle auf Sublimat — 2 Teile Eisessigfixierung und Eisenhämatoxylin- oder Goldchloridfärbung bei 5 μ Schnittdicke. Es wurden in jedem Zustand je 100 Messungen an den schmalen wie den breiten Zellen vorgenommen, im ganzen also 400. Die Vergrößerung war jedesmal 1500fach.

3. Als faserwurzellose Zellen wurden untersucht die Flimmerzellen der Rachenschleimhaut des Frosches, um an einem solchen Objekt die andern Ergebnisse zu kontrollieren. Die Vergrößerung

war dabei 1500fach. Die Messung geschah im Leben. Sie erstreckte sich auf je zwölf Beobachtungen.

4. *Frontonia*-Körpercilien ohne Faserwurzeln. Da die Tiere ausstarben und das Objekt sich als nicht besonders geeignet erwies, wurden nur zwei Messungen in Wasser und eine in Kirschgummi ausgeführt.

5. Cilien mit Basallamellen. Als Objekt dienten die Membranellen der adoralen Wimperspirale von *Stentor coeruleus* im Leben. Wegen der Beweglichkeit des Tieres konnte selbst mit Kreuzstich-einstellung keine überzeugende Beobachtung gemacht werden.

6. Pressung von *Anodonta*-Typhlosolis, um das Verhalten des Plasmas zu studieren und den Achsenfaden zu ermitteln.

7. Erwärmung der Typhlosolis. Durch Erwärmung wurde der Reibungswiderstand des umgebenden Wassers, noch mehr aber der des Zellplasmas herabgesetzt, da die Zelle bei der Wärmeeinwirkung bekanntlich aufquillt, d. h. umgebende Flüssigkeit aufnimmt und so ihre Viskosität bedeutend herabsetzt. Im ganzen wurde also der Widerstand des umgebenden Mediums auf die Zelle relativ erhöht.

8. Untersuchung der wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara* in reiner physiologischer Kochsalzlösung und in stark verdünnter. Es ist dies die Wiederholung eines bedeutsamen Versuches von Dubosco (38), der später näher geschildert werden soll.

Die Ergebnisse der letzten drei Versuche werden im Zusammenhang besprochen werden. Ich gehe also jetzt zur Besprechung der einzelnen Versuchsreihen über:

1. Untersuchung der Typhlosolis im Leben.

Mit einem scharfen Skalpell wurde ein Längsschnitt durch dieselbe gemacht und die eine dadurch gewonnene Hälfte so gelegt, daß die am Rand gelegenen Zellen möglichst hoch, also möglichst nahe dem Deckgläschen zu liegen kamen, um von der Immersion ohne Pressung erreicht zu werden. War auch nicht mit Sicherheit zu bestimmen, welche Gruppe von Zellen dabei in Sicht kam, so habe ich doch, nach der Gestalt der Typhlosolis zu urteilen, Grund anzunehmen, daß es schmale Zellen waren aus der Nähe des Übergangs in die breiten, da wo mit der Umbiegung zuweilen eine stärkere Vorwölbung der Zellreihe nach außen verbunden ist. Die Ergebnisse der Verkürzung deuten — mit fixiertem Material verglichen — gleichfalls an, daß es sich um schmale Zellen handelte. War der Schnitt genau in der Längsrichtung geführt, was möglichst erstrebt wurde und sich leicht machen ließ, so war dadurch Gewähr gegeben, daß

der Schlag genau senkrecht zur Richtung der Beobachtung erfolgte, die Cilien blieben dadurch in einer Ebene, und Trugbilder waren somit ausgeschlossen. So konnte mit Hilfe des Kreuzstiches und der Mikrometerschraube, deren Anwendung infolge kleiner Verschiebungen durch die zugesaugten Flüssigkeitsströme nötig wurde, immer ganz genau die gleiche Stelle in beiden Füssigkeiten beobachtet werden. Daß natürlich nur ganz normales unzerstörtes Material zur Untersuchung kam, ist selbstverständlich. So wurden denn die am Vormittag den Tieren entnommenen Zellen meist nur bis in die ersten Nachmittagsstunden hinein untersucht, da sich bald Bakterien in reicher Zahl einstellten, die pathologische Verhältnisse befürchten ließen. Selbstverständlich war eine genaue Längenbestimmung im Leben nicht möglich. Die ungemein rasch sich bewegenden Cilien bildeten einen hellen Saum, der gerade gemessen wurde, und so konnte der Umstand, daß die Cilien nicht steif, sondern mehr in ihrer ganzen Länge wellenförmig schwingen, nicht berücksichtigt werden. Machten die Cilien wirklich nach Kirschgummieinwirkung den Eindruck, als ob ihre Eigenkrümmungen nun stärker wären, so wurde ihnen lieber in diesem Zustand an Länge etwas zugegeben. Erwägt man ferner, daß nach längerer Kirschgummieinwirkung, obwohl sich dieser vielleicht ungleich verteilt hatte und somit manche Stelle von ihm verschont blieb, trotzdem gemessen wurde, so wird man leicht erkennen, daß es sich bei meinen Angaben eher um Minima als um Maxima der Verkürzungen handelt. Um möglichst klaren, ungetrübten Untergrund für die Untersuchung zu bekommen, wurden nicht nur Tiere benutzt, die manchmal selbst ein paar Monate gehungert hatten, sondern der Darm wurde noch obendrein auf dem Objektträger abgespült. Besonderen Wert möchte ich darauf legen, daß es sich bei der Verkürzung nicht um einen krankhaften Prozeß handeln kann. Bis zu sechsmal konnte ich dieselbe an ein und derselben Stelle erzielen und jedesmal dieselbe zur normalen Länge bei normalem Schlag durch Kirschgummientziehung und Wasserzusatz wieder emporführen. Da, wie gesagt, absolute Zahlen nicht gegeben werden konnten, so schien es mir auch überflüssig, die absoluten Längen genau auszurechnen. Daß es sich um ein Objekt hier handelt, das groß genug ist, um gemessen zu werden, weiß jeder. Nicht möglich ist die Bestimmung der Kirschgummiviskosität, die auf die Zellen einwirkt, da an denselben doch immer so reichlich Wasser hängenbleibt, daß sie durch dasselbe stark verdünnt wird. Ich lasse, nachdem ich so die verschiedenen Fehlerquellen geschildert,

Tabelle III.

Typhlosolis von *Anodonta* im Leben.

Versuch	Wasser	Kirschg.	Versuch	Wasser	Kirschg.
1	33	25	33	31	25
2	35	27	34	32	25
	35		35	30	23
3	32	28		30	
4	30	25	36	30	25
5	30	25		31	
6	32	25	37	32	25
	34		38	31	25
7	33	30	39	32	25
8	30	25		32	
9		25	40	32	25
10	32	28		31	
	32		41	31	22
11	32	25	42	30	25
12	30	28	43	30	20
13	30	24	44	30	20
	31		45	30	25
14	35	28	46	30	23
15	32	30		30	
16	32	26	47	30	23
17	32	23		30	24
18	30	27		30	20
19	32	20		32	27
20	30	25	48	30	20
21	30	22		30	22
	30			30	
22	33	20	49	30	23
23	32	22		30	
24	30	20	50	30	25
25	27	22	51	30	25
26	32	25	52	32	25
27	35	25	53	32	
	35		54	30	27
28	30	23	55	32	25
29	30	25		32	23
	32			30	
30	30	23	56	31	25
	30			30	
31	33	20	57	30	26
	33		58	30	23
32	30	23		30	25

Versuch	Wasser	Kirschg.	Versuch	Wasser	Kirschg.
	30			30	
59	30	25	66	30	23
	30	25		30	
	30		67	30	20
60	30	20		30	25
	25			30	23
61	32	24		30	20
	32			30	23
62	30	25		30	25
63	30	20	68	30	23
	30	25		30	25
	30		69	30	20
64	30	25		27	
	30		70	30	20
65	30	23		30	

die Tabelle selbst folgen, die sich bezieht auf 70 verschiedene Stellen von 70 Typhlosolisstückchen, die in 111 Fällen in Brunnenwasser und in 83 Fällen in einer Kirschgummilösung untersucht wurden.

Die Summe der Länge der in Wasser untersuchten Cilien beträgt:

3418.

Die Länge der Einzelcilie ist:

$$3418 : 111 = 30{,}79.$$

Die Summe der Länge der in Kirschgummilösung gemessenen Cilien beträgt:

2009.

Die Länge der Einzelcilie ist:

$$2009 : 83 = 24{,}21,$$

damit ergibt sich eine Verkürzung von:

6,58

oder, in Prozenten ausgedrückt, von:

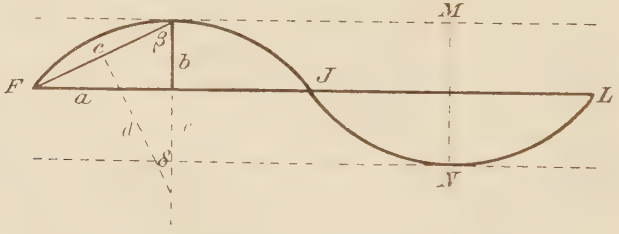
21,39 %.

Bevor ich auf die Messungen eingehe, die in fixiertem Zustande gemacht wurden, möchte ich folgendes vorausschicken: Stückchen Typhlosolis wurden in einer zähflüssigen Kirschgummilösung etwa 10 Minuten bis $^1/_4$ Stunde gehalten und dann plötzlich mit Sublimat-Eisessig übergossen. Alle dann gemachten Präparate wurden entweder

mit Eisenhämatoxylin oder Goldchlorid gefärbt. Im allgemeinen waren erstere etwas günstiger. Die Schnittführung geschah quer durch die Typhlosolis. Dadurch geschah es zwar, daß der fixierte Cilienschlag nicht in einer Ebene lag, dagegen bot diese Art des Schneidens den Vorteil, zweierlei Arten von Zellen, die dicken und dünnen, auf einem einzigen Schnitt beisammen zu haben. Um eine Täuschung durch Schrägliegen der Cilie zu vermeiden, wurden nur solche Wimpern zur Messung herangezogen, die bei feinster Mikrometereinstellung in ihrer ganzen Länge sichtbar waren. Obwohl die angegebene Art der Fixierung sich als die beste erwies, konnte doch wahrscheinlich nicht ganz genau die Form der Cilie fixiert werden, die sie im Leben besitzt. Sie glich stets einer sanft geschwungenen Wellenlinie. Anfangs maß ich sie so, daß ich eine Gerade von der Basis bis zur Spitze maß und die beiden Ausbuchtungen als Kreissegmente betrachtete. Dadurch ließ sich die Länge der ganzen Cilie durch Addition beider Kreisbögen errechnen[1]).

[1]) Ich gebe diese Methode, obwohl ich von ihr abkam, hier wieder, da sie, wenn sie auch bei so kleinen Objekten, die viel gröbere Fehlerquellen enthalten, sich nicht lohnt, für Messung langer Geißeln doch die bequemste und genauste sein dürfte. (Fig. Q.)

Fig. Q.



FL wird gemessen als Länge der Cilie. MN wird gemessen.

$a = \frac{FL}{4}$; $b = \frac{MN}{2}$.

$ctg \cdot \sphericalangle \beta = \frac{b}{a}$; $\sphericalangle \alpha = 180° - (\sphericalangle \beta + 90°)$.

In $\triangle d\frac{c}{2}e$ ist $\sphericalangle \delta = \sphericalangle \alpha$, da $\triangle d\frac{c}{2}e$ und $\triangle abc$ ähnlich (ein rechter $\sphericalangle$ und $\sphericalangle \beta$.) Da $\frac{c}{2}$ bekannt, ist e zu errechnen aus:

$\sin \sphericalangle \beta = \frac{\frac{e}{2}}{c}$; $e = r = \sin \sphericalangle \beta \cdot \frac{c}{2}$.

Der Kreis ist $2r\pi$; Kreisbogen $FJ = 2r \cdot \pi \cdot \frac{4 \cdot \sphericalangle \delta}{360}$.

Die Cilienlänge ist: $2r\pi \cdot \frac{4 \cdot \sphericalangle \delta}{360} \cdot 2 = 2r\pi \cdot \frac{\sphericalangle \delta}{40}$.

Später begnügte ich mich damit, den geraden Abstand von der Geißelspitze bis zur Basis zu messen. Sehr stark gekrümmte Cilien wurden entweder nicht berücksichtigt oder ihnen einige Teilstriche zugerechnet, oder die Bögen wurden an ihnen nachgemessen. Am besten fixiert waren die dicken Cilien, bei denen größere Genauigkeit erzielt wurde. Durch den Umstand, daß ich Tausenden von Zellen nur die allergünstigsten und vollkommen unverletzte mit

Tabelle IV.

a) 200 Messungen dicker Cilien, die in Wasser und Kirschgummi fixiert wurden.

W.	K.	W.	K.	W.	K.	W.	K.
36	32	33	30	33	28	35	28
34	30	35	31	34	30	34	28
35	35	35	31	35	30	34	26
34	32	34	31	34	28	34	32
33	32	34	29	32	27	35	26
34	33	34	31	34	29	35	29
33	33	33	30	35	30	34	30
34	28	33	32	34	29	33	27
33	31	34	31	35	29	35	30
33	31	34	29	33	29	35	31
35	30	35	31	34	30	35	30
34	30	33	32	34	29	34	33
35	30	35	31	33	27	34	32
34	31	34	30	35	31	35	30
35	31	34	31	34	30	33	32
35	31	33	32	35	27	33	30
34	30	35	31	34	29	34	30
34	30	33	31	33	27	35	29
33	31	33	31	35	28	33	30
35	30	33	31	35	27	33	28
34	30	34	32	35	30	35	27
34	32	34	31	32	29	34	27
34	28	35	30	33	29	34	29
35	31	35	28	35	27	34	29
35	33	35	32	35	29	33	28

Tabelle V.

200 Messungen dünner Cilien, die in Wasser und Kirschgummi fixiert wurden.

W.	K.	W.	K.	W.	K.	W.	K.
32	35	38	34	38	31	38	31
38	30	39	33	37	30	40	34
40	35	40	33	39	30	41	31
40	35	40	35	38	28	38	31
38	35	38	33	39	32	38	30
42	31	38	32	38	28	38	29
37	27	36	33	39	33	40	32
40	28	39	30	37	32	38	35
39	30	39	30	40	30	39	31
38	30	39	30	40	30	38	32
38	28	40	33	38	30	39	34
39	30	39	30	38	34	40	32
38	35	40	34	38	34	39	30
40	25	38	30	38	30	40	33
38	30	40	32	38	30	39	30
37	28	40	30	39	35	39	30
38	32	38	28	38	30	39	30
38	33	39	33	38	32	38	31
39	33	39	33	38	30	39	29
38	30	37	30	41	32	38	30
40	30	39	32	40	31	38	30
39	30	39	30	39	30	39	30
39	31	38	30	39	38	36	34
39	30	40	32	39	30	39	30
39	35	38	30	39	30	36	30

1500facher Vergrößerung auswählte und in Erwägung, daß sich bei je 100 Messungen wohl die Fehler ausgleichen, glaube ich derselben ziemlich enthoben zu sein. Ganz besonders möchte ich bemerken, daß ich mich im allgemeinen bemühte, möglichst lange Cilien auf jedem Schnitt ausfindig zu machen, daß sich also wahrscheinlich unter den Kirschgummimessungen mehrere Cilien befinden, die von der Gummilösung fast nicht oder gar nicht alteriert wurden. Es stellen

also die errechneten Verkürzungen eher Miniamalwerte dar. Die Tabellen ergeben: (s. Tabellen IV und V).

Tabelle IV ergibt eine Gesamtcilienlänge von:

3409 (in Wasser fixiert) bzw.
2987 (in Kirschgummi fixiert),

eine Einzelcilienlänge von:

34,09 bzw.
29,87.

Die Verkürzung der dicken Cilien beträgt:

4,22,

in Prozenten:

12,35 %.

Tabelle V ergibt eine Gesamtcilienlänge von:

3864 bzw.
3125,

eine Einzelcilienlänge von:

38,64 bzw.
31,25.

Die Verkürzung der dünnen Cilien beträgt:

7,39,

in Prozenten:

19,10 %.

Diese prozentuale Zahl (19) stimmt mit der oben erhaltenen (21) der Lebendbeobachtungen so nahe überein, daß man wohl die im Leben beobachteten Objekte gleichfalls zu den dünnen Zellen rechnen und die Verkürzung als eine wohlbegründete Tatsache betrachten darf.

Die faserwurzellosen Cilien der Rachenschleimhaut des Frosches wurden in 24 Fällen bei 1500facher Vergrößerung gemessen, und zwar an neun Stellen neun verschiedener Stückchen. Da, wie dies schon ENGELMANN beobachtete, die Cilien hier in physiologischer Kochsalzlösung gerne stark nach einer Seite geneigt schlagen, so daß sie beim Ausschlag stets außerhalb der Zellachse bleiben, so wurden sie auf zweierlei Weise gemessen. Bei Versuch 1, 2, 3, 8 und 9 wurde der Ciliensaum senkrecht, in den Fällen 4, 5, 6 und 7 in der Richtung der mittleren Cilienlage, also schräg gemessen. Das Ergebnis war: (s. Tabelle VI.)

Tabelle VI.

24 Messungen der Froschcilien in phys. Kochsalzlösung (Ph) und phys. Kochsalzlösung + Kirschgummi (K) im Leben.

	Ph.	K.		Ph.	K.		Ph.	K.
1)	11	11	5)	12	12	8)	11	11
2)	11	11	6)	12	12	9)	11	11
3)	11	11	7)	12	12		11	11
4)	12	12		12	12		11	11

Aus den angeführten Tatsachen ist ersichtlich, daß sich die Cilien mit den stärksten Faserwurzeln am meisten verkürzen (19,10 %, bzw. nach der Beobachtung im Leben 21,35 %), diejenigen mit den schwachen Wurzeln schon weit geringer (12,35 %), diejenigen ohne solche Gebilde gar nicht. Daraus folgt ohne weiteres, daß die Faserwurzeln die Verkürzung bedingen.

Nach der Analogie mit der Beobachtung an *Mastigella* ist es klar, daß die Cilienverlängerung bzw. -verkürzung auch hier durch Vorstoßen bzw. Zurückziehen der Faserwurzeln erfolgt. Morphologisch dies nachzuweisen, ist mit unsern jetzigen technischen Hilfsmitteln bei *Anodonta* unmöglich, da sich die Faserwurzeln allzu ungleich färben. Wie das Vorstoßen stattfindet, läßt sich nicht ermitteln. Da bei *Mastigella* wahrscheinlich Strömungen des Endoplasmas dafür verantwortlich gemacht werden müssen, ist wohl auch hier der Vorgang in diesem Sinn zu deuten. Eine Eigenkontraktion der Faserwurzeln ist ausgeschlossen. Keine Klarheit konnte ich mir über das Verhalten der Basalkörper bei diesem Vorgang verschaffen, da dieselben durch Kirschgummieinwirkung stark an Färbbarkeit verlieren. Das plausibelste ist wohl, daß man sie sich als Ringe vorstellt, die zur Führung des Fadens dienen. In einem späteren Fall, bei der Pressung, scheinen sie vollständig zu verschwinden. Jedenfalls können nicht durch ihre Veränderungen, die ich aber bei den Kirschgummiversuchen für vollständig unwahrscheinlich halte, da sie ja aus der gleichen elastischen Substanz wie die Fasern bestehen, solch starke Cilienzurückziehungen erklärt werden.

Was man experimentell an der intakten Zelle beweisen kann, das liefert uns aber in seltenen Fällen die Zelle im normalen Leben gleichfalls. Wie ich gezeigt habe, sind Mitosen im Muscheldarm nichts Seltenes. Die sich teilenden Zellen schwellen stark an und pressen die Nachbarzellen stark. Ich konnte nun beobachten, daß in einer Reihe dünner Cilien eine in Ruhe befindliche Zelle, die zwischen zwei sich teilenden eingezwängt war, die ganz auffallende Cilienlänge 45 zeigte. Ein zweiter Fall einer Quetschung durch nur eine Mitose zeigte Cilien von 45 Teilstrichen Länge. Da der Zellsaum vollkommen intakt, dagegen das innere Zellplasma stark komprimiert war, so ist ohne weiteres klar, daß durch Auspressung der Faserwurzeln die Cilien zu dieser Länge ausgepreßt wurden.

Ein ähnlicher Fall ist folgender: Entweder durch reine seitliche Pressung oder durch eine fächerförmige Pressung, die die basalen Teile der Zelle mehr komprimierte, oder endlich durch eine solche, die geeignet war, manche Zellen in der Reihe proximalwärts hinabzuschieben, konnte gleichfalls eine übermäßig starke Quetschung erzielt werden. Stets handelte es sich dabei um schmale Zellen. Trotz der Einwirkung des Kirschgummis zeigten diese auffallende Längen der Cilien. Zehn solche Fälle ergaben folgende Zahlen:

41, 41, 42, 40, 40, 41, 42, 40, 40, 41.

Es ergibt dies eine Durchschnittslänge von 40,8. Diese Cilien übertreffen an Länge die in Wasser fixierten um

2,16,

die in Kirschgummi fixierten um

9,55.

Der Kirschgummi konnte hier also nicht eine ganz bedeutende Cilienverlängerung verhindern. Auch dieser Fall muß wie der vorher erwähnte gedeutet werden.

Auch auf experimentellem Wege konnte eine Cilienverlängerung im lebenden Zustande erzielt werden. Hier ist bekanntlich bei 1000facher Vergrößerung eine normale Länge von 30,79 in Wasser und von 24,21 in Kirschgummi beobachtet worden. Die Preßversuche in Wasser ergaben in einem Fall, in dem ein Teil der Cilien schon verquollen, ein andrer aber noch intakt war, für letzteren verschieden große Cilienwerte, die zwischen 37 und 40 schwankten, in einem andern, bei dem der Druck nur etwa auf die untersten $^2/_3$ der Zelle gerichtet war, eine solche von 35.

Wie sehr Pressung der Zelle und Kirschgummieinwirkung sich entgegenarbeiten, konnte bei einem Preßversuch gezeigt werden, bei dem die am Anfang etwas in Wasser gepreßten Zellen eine Cilienlänge von 32, also etwas über normal zeigten, und bei darauffolgender, unter steter Pressung vor sich gehender Kirschgummieinwirkung eine verschiedene Cilienlänge zeigten, die zwischen 27 und 30 schwankte, also die normale Kirschgummilänge um 3 bzw. 6 übertraf.

Was sich experimentell durch etwas tiefere Lagerung der zu untersuchenden Objekte unter dem Deckgläschen und vorsichtiges Pressen derselben mit der Mikrometerschraube erzielen ließ, bot auch die Natur selbst dar. So konnte ich bei einer zufälligerweise fächerförmig angeordneten Zellreihe keine größere Verkürzung als auf 29—30 durch Kirschgummi erzielen.

Selbstverständlich wurden alle oben geschilderten Kirschgummiversuche nur soweit getrieben, als durch sie keinerlei krankhafte Veränderungen erzeugt wurden. Dies lehrt besonders der Umstand, daß ja häufig, oft mehrmals hintereinander nach ihnen die Cilien zu vollkommen normalem Schlagen im Wasser gebracht wurden. Daß durch die Kontraktion kein Ausnahmefall erzeugt wird, sondern diese auch im normalen Leben vorkommt, zeigt folgender Fall: Einmal sah ich, wie ein Algenfaden mit leichter Krümmung nach den Zellen zu den Cilien anlagerte. Die Cilien schlugen auf den Faden los, um ihn weiterzubefördern, wobei ihre Länge vollkommen dem Abstand entsprach, den er von der Zellreihe hatte. An den Seiten waren die Cilien wie auch sonst in der Zellreihe 30 lang, gegen die Umbiegung der Alge wurden sie aber immer kürzer, um an der kürzesten Stelle nur 20 lang zu sein. So waren die Verhältnisse in Wasser. Jetzt ließ ich Kirschgummi zufließen, und siehe, die erst 30 langen Cilien verkürzten sich, je nach der Algenfadenentfernung von der Zelle, auf 25—27.

Zur Ergründung der Bedeutung der Faserwurzeln wurde als weitere Versuchsreihe die der Wärmeversuche unternommen. Da aber diese einesteils sehr zeitraubend waren (im Tag konnte nur ein Versuch gemacht werden) und andrerseits die Ergebnisse ungemein wechselvoll, die Verhältnisse schwer zu beobachten und weniger gut zu deuten waren, so möchte ich auf diese neun Objekte betreffenden Beobachtungen weniger Gewicht legen. Im allgemeinen ergab sich folgendes: Schon Engelmann (45) sah, daß Erwärmung unter 40° C die Flimmerbewegung beschleunigt, Ähnliches findet u. a. Verworn (228), besonders an der adoralen Wimperspirale der Infusorien, und

Valentin (226) hat uns mit einer merkwürdig verschiedenen Widerstandsfähigkeit der Cilien gegen Wärme vertraut gemacht, indem er berichtet, daß Cilien von Säugetieren oder Vögeln momentan in Wasser bis zu 81° C getaucht werden können, solche der *Unio*-Kiemen dagegen nur in solches von 44°—41°, ohne Schaden zu leiden. Diese viel geringere Resistenzfähigkeit der Cilien bei Muscheln kann ich bestätigen. Bei langsam einwirkender Wärme genügten bei der Typhlosolis Temperaturen von 34°—36° C, um die Flimmerbewegung allmählich aufhören zu lassen.

Die Wärmewirkung ist, wie schon oben angegeben, eine doppelte. Es entstehen 1) kernhaltige kreisrunde Wimperzellen, die sich rotierend bewegen (Fig. 10a) und 2) faserwurzelhaltige, kernlose, längliche Zellen mit einem Wimperschopf, die sich in gerader Richtung rasch fortbewegen (Fig. 10b). An ersteren ist sehr merkwürdig, daß das Wimperspiel sehr lebhaft ist und daß in ihrem Innern sehr rasche Plasmaströmungen stattfinden, die den Kern hin und herwerfen. Ich erwähne dies schon hier, weil Dubosq (38) an einem Objekt, das dann zum Vergleich herangezogen werden soll, den gequollenen wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina*, die Plasmaströmungen als passiv durch das Schlagen der Achsenfäden entstanden darstellt. Wie diese faserwurzellosen Flimmerkugeln entstanden sind, läßt sich schwer sagen. Das wahrscheinlichste scheint mir dies zu sein: Die ganze Zelle ist aus dem Gewebsverband ausgetreten, und das flüssige Plasma hat nach dem Kapillaritätsgesetz nun, nachdem die formgebenden Bestandteile, wie Zellsaum und Schlußleiste, sich aufgelöst haben, das Bestreben, sich abzukugeln. Dem steht als Hindernis die steife Faserwurzel gegenüber. So schnürt sich denn der Plasmakörper mit dem Kern als eigenes Gebilde von der Faserwurzel los. Dafür spricht die wechselnde, im allgemeinen aber weit kleinere Form dieser Kugel als die der ursprünglichen ganzen Zelle sowie ihr meist sehr spärlicher Flimmerbesatz, ja in manchen Fällen scheinen diese Gebilde einen solchen überhaupt nicht zu haben. Dies läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß eben bei dieser Abschnürung an manchen Stellen die Cilienverbindung mit dem Basalkörperchen losreißt, so daß ein Teil der Wimpern auf den faserwurzellosen, ein andrer auf den wurzelhaltigen Teil dann trifft. Interessant ist, daß bei solchen faserwurzellosen Kugeln eine Cilienlänge bis zu 40 bei 1000facher Vergrößerung beobachtet wurde. Die Bewegung ist in einem solchen Fall eine langsame. Die ungemeine Länge, die um $^1/_3$ die Normallänge übertrifft, erklärt sich gleichfalls, wie ich glaube, dadurch, daß

eben die Faserwurzel als in der Zelle die Cilien befestigendes Element fehlt, wodurch sich auch das schlaffe, haltlose Schlagen erklärt.

Zur theoretischen Bedeutung der Faserwurzeln als Stützorgane und als Verkürzer der Cilien mag auch folgende an einer faserwurzelhaltigen, losgelösten kernlosen Zelle gemachte Beobachtung dienen:

Der fünfte Wärmeversuch begann also:

10 Uhr	30 Min.	normale Temperatur
10 »	50 »	23°
10 »	57 »	24°

dann Abkühlung.

11 »	10 »	28°
11 »	30 »	Abkühlung
11 »	45 »	»
11 »	53 »	28,5°
12 »	20 »	30°
12 »	30 »	31°
3 »	15 »	36°
3 »	15 »	bis 4 Uhr 15 Min. Beobachtungen bei 36—34°
4 »	15 »	35°

dann 34° bis 4 Uhr 35 Min.

Von 3 Uhr 15 Min. bis 4 Uhr 35 Min. wurde nun eine solche faserwurzelhaltige Zelle beobachtet.

Der den Faserwurzeln anhängende Protoplasmateil ist kernlos. Er ist auch bedeutend kleiner als der der ganzen intakten Zelle und entspricht nur dem Raum, der sonst vom Faserkegel eingenommen wird. Ein Zellsaum ist nicht vorhanden. Ob Basalkörperchen da sind, läßt sich nicht sicher sagen, jedenfalls müßten sie ungemein klein sein. Die Bewegung der Cilien beginnt jedenfalls erst außerhalb der Plasmaanhäufung. Irgend eine Bewegung der intraplasmatischen Fäden ist nicht sichtbar, diese sind vielmehr ganz starr. Nicht einmal irgend eine Schlängelung des Endfadens ist vorhanden, vielmehr ist dieser ganz gerade und steif und nimmt den ganzen Raum des sich nach unten zuspitzenden Protoplasmas ein. Die aus dem an der Ansatzstelle der Cilien kuppenförmig sich vorwölbenden Protoplasma entspringenden Cilien haben einen sehr geringen Ausschlag und sind gegen ihre Spitze zu alle nach einer Seite gekrümmt. Besonders bemerkenswert ist aber folgendes: (Fig. 10b) 1. Die Cilien

besitzen die ganz kolossale Länge von mindestens 42, wahrscheinlich aber 45. (Ganz genau läßt sie sich im Leben nicht angeben, da, wie gesagt, die Spitzen stark gebogen sind.) Erst um 4 Uhr 15 Min., da die Cilien plötzlich zu schlagen aufhören, sieht man, daß ihre Länge tatsächlich 45 beträgt.

2. Die gesamte, die Faserwurzel mit Endfaden enthaltende Protoplasmamasse hat nur die minimale Länge von 27. Im normalen Zustand sind die Verhältnisse natürlich gerade umgekehrt. Beide Tatsachen sprechen nicht nur für eine Kontinuität Cilie-Wurzel, sondern auch dafür, daß letztere das die Länge der Cilie bestimmende Moment ist. Endlich wird durch sie bewiesen, daß das Plasma und nicht der Achsenfaden das motorische Centrum ist, denn wäre es letzterer, so müßte die Cilienbewegung erst etwa 15 Teilstriche vom Cilienansatz an aufwärts in diesem Fall beginnen, da er ja um soviel aufwärts gerückt ist. Die Bewegung beginnt aber schon unmittelbar am Ansatz.

Über die Wurzeln ist auch dies noch zu sagen: Man sieht, daß das Plasma sich genau ihrer Form anschmiegt, sie sind für dasselbe formgebende Substanz im Sinne Koltzoffs (135, 136). Koltzoff hat bekanntlich in überzeugender Weise dargetan, daß die verschiedenen axialen Strukturen in Spermatozoen nichts anders als dies sind und daß das umgebende Plasma im Gegensatz zu Ballowitz, Duboscq (38) u. a. der bewegende und nicht der bewegte Teil an ihnen ist. Bei der losgelösten Typhlosoliszelle sieht man analog, daß das Plasma solange die Form der faserigen Substanz annimmt, als diese intakt ist. Als dagegen (es geschah dies bei diesem Versuch um 4 Uhr 20 Min.), durch die Hitze aufgelöst, erst der obere Teil der Wurzel und dann (etwa um 4 Uhr 30 Min.) auch der widerstandsfähigere Endfaden zu verfallen begann, verlor die Zelle erst oben, dann fortschreitend nach unten zu ihre bisherige spitz zulaufende Eigenform.

Eine weitere Untersuchung betraf die sogenannten wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. — (In betreff ihrer Anatomie verweise ich auf Erlanger (50), Meves (166), Retzius (191) und Heidenhain (97)). — Die hierzu führenden Erwägungen waren folgende: Es ist eine weitverbreitete Annahme, daß die Achsenfäden der Spermatozoen, denen offenbar eine ähnliche Gesetzmäßigkeit zukommt wie den Cilien + Faserwurzeln, das kontraktile Element in der Geschlechtszelle seien. Beweise für diese Theorie sind bisher nicht versucht worden — wenn man von dem morphologischen Vergleich

mit den Myofibrillen (Ballowitz) absieht —, mit einer einzigen Ausnahme.

Dubosco (38) brachte die wurmförmigen *Paludina*-Spermatozoen in eine hypotonische Lösung (verdünnte Kochsalzlösung und beobachtete hierbei, daß die Spermien kugelig aufquollen und daß in dieser Quellkugel die Achsenfäden lebhaft schlängelnde Bewegungen ausführten. Ist diese Beobachtung richtig, so folgt ohne weiteres, daß die Achsenfäden das kontraktile Element sind.

Der Versuch von Dubosco (38) wurde wiederholt und tatsächlich eine Abkugelung der Zelle beobachtet. Leider stellten sich dem Experiment unerwartete äußere Hindernisse in den Weg. Die der Gegend von Schleißheim entnommenen Tiere hatten fast sämtlich so von Cercarien zerfressene Hoden, daß der größte Teil der durch den Parasiten noch nicht zugrunde gerichteten Tiere doch noch für die Untersuchung unbrauchbar war. So konnten sich die Beobachtungen nur auf etwa 30 Fälle erstrecken, und auch in diesen reagierte das Material vielfach schlecht. Aus den wenigen gut gelungenen Experimenten konnte aber geschlossen werden, daß keinerlei Grund vorhanden ist, dem Phänomen die Deutung zu geben, die ihm Dubosco (38) beilegt.

Zugestanden muß werden, daß es tatsächlich auf den ersten Blick den Eindruck machen kann, als ob der Achsenfaden das Bewegende und das umgebende Plasma das Bewegte seien; angenommen, der Achsenfaden wäre, wie dies Dubosco (38) glaubt, vollkommen vom Plasma in diesem Zustand getrennt. Erwidern läßt sich aber darauf:

1. Aus Analogie müßten wir aber das Gegenteil annehmen, da bei gequollenen *Anodonta*-Zellen bekanntlich gerade die achsenfadenlosen Zellen lebhafte Bewegungen in ihrem Innern zeigen, die achsenfadenhaltigen dagegen starr sind. Wenn Dubosco (38) glaubt, daß stark gequollenes Plasma nicht mehr aktiv bewegend tätig sein könnte, so irrt er, wie meine Wärmeversuche gezeigt haben.

2. Weder Dubosco (38) noch ich konnten je beobachten, daß der erste Beginn der Plasmaströmung vom Achsenfaden aus seinen Anfang nehme und sich diese von hieraus distal fortpflanze. Es ist, da die den Achsenfaden umgebende Kugel ganz glasig durchsichtig ohne Granulationen ist, ganz unmöglich zu sagen, in welchem Sinne die in ihr stattfindenden Strömungen vor sich gehen.

3. Weder Dubosco noch ich konnten sehen, daß die Achsenfäden ihres Hüllplasmas im veränderten Zustand der Zelle ganz beraubt

seien und somit nackt in einer von ihrem umgebenden Plasma gebildeten Kugel liegen. Es ist dies nur eine Annahme Dubosqs.

Diese drei Punkte können und sollen natürlich nicht eine Widerlegung von Dubosq enthalten, sie sollen nur zeigen, daß die tatsächliche Beobachtung an den wurmförmigen Spermien noch zu keiner bestimmt gerichteten Deutung nötigt. Somit bleibt uns, wie ich glaube, nichts übrig, als unser Phänomen ganz entsprechend den Plasmolyseversuchen Koltzoffs (135, 136 zu deuten, der, auf die umfassendsten Experimente gestützt, zeigte, daß unter dem Einfluß von hypertonischen Lösungen sich vom Spermatozoon nur eine oberflächliche Membran plasmolytisch abhebt, ohne daß das den Achsenfaden umgebende Plasma von diesem getrennt würde. Auf die *Paludina*-Spermien übertragen, haben wir also: Zu äußerst die Membran, dann die durch die Plasmolyse imbibierte Flüssigkeit, die die Membran selbstverständlich nach dem Kapillaritätsgesetz abzukugeln versucht, zu innerst endlich die von Plasma umgebenen Achsenfäden. Diese werden von dem sie umgebenden Plasma durch dessen Kontraktion bewegt. Da die Blase Kugelform erstrebt, die eingeschlossenen Achsenfäden elastisch sind und durch die Abkugelung gebogen werden, so bedingen sie bei der Plasmakontraktion die schlängelnde Bewegung.

d) Einwände und Kritik der fremden Ansichten.

Nachdem ich so versucht habe, der Bedeutung der Faserwurzeln nachzugehen, möchte ich die Einwände, die sich gegen obige Deutung erheben lassen, sowie die verschiedenen anders gearteten Vermutungen besprechen.

Als wichtigster Einwand mag wohl die Angabe Heidenhains (91) gelten, der an den faserwurzellosen Stäbchen des Salamanderlarvendarmes Stäbchenverkürzungen beobachtete. Es können also auch ohne Faserwurzeln ganz erhebliche Kontraktionen cilienähnlicher Fortsätze stattfinden. Mag diese Beobachtung auch ganz allein dastehen und der Umstand, daß sie nur an fixiertem, nicht aber an lebendem Material gemacht wurde, ihre Beweiskraft schwächen, sie scheint mir nicht unvereinbar mit den obigen Ausführungen zu sein. Denn 1. soll nicht behauptet werden, daß die Faserwurzeln stets allein es sind, die Verkürzungen der Cilien hervorrufen können. In seltenen Fällen — und dies tritt besonders bei der Resorption der Cilien bei Protozoen ein — strömt die Cilie in das Körperplasma zurück und macht so den Eindruck des Verkürzens. Ob dieser Fall hier gegeben ist, erscheint mir freilich sehr fraglich. Dagegen kann folgende

zweite Betrachtung zur Erklärung dienen: Beim fraglichen Objekt Heidenhains sehen wir die Basalkörper ganz unverhältnismäßig groß und wohlentwickelt, vor allem im Verhältnis zur Länge der Stäbchen. Diese ganz überraschende Größe legt es nahe, daß wir hier in ihnen nicht nur einfache Basalkörper, sondern auch die Rolle der Faserwurzeln übernehmende Gebilde zu erblicken haben, die also ebenso wie echte Wurzeln die Zurückziehung der Cilien bewirken können.

Die Ansicht Friedreichs (63, 64) erledigt sich durch Querschnitte. Nie sind die Wurzeln Röhren, sondern stets feste Gebilde.

Ob Stuart (220) echte Faserwurzeln im Auge hatte oder gar Fasern, ähnlich wie Polowzow (179), läßt sich nicht entscheiden.

Engelmann (47, 48) baut seinen Beweis, sie dienten zur Ernährung, mehr auf negativen als positiven Befunden auf. Daß sie für Stützorgane zu weich und vergänglich seien, ist unrichtig, wie zahlreiche Autoren, nicht zuletzt Engelmann selbst, gezeigt haben.

Nussbaums (172) Erklärung ist zu unbestimmt, als daß sie widerlegt werden könnte.

Gaule (69) ist einer Täuschung zum Opfer gefallen, wenn er die Faserwurzeln für quergestreift hält, wie man aus seiner Abbildung eines recht mittelmäßigen Präparates ersieht, dessen Schrumpfung für Querstreifung gehalten wurde.

Prenant (181, 182) hat für seine Ansicht, daß die Wurzel chemisch die Flimmerbewegung vorbereitet, keinen Beweis erbracht.

Das gleiche gilt für Benda (15), der sie als »Mitochondrium«, und Eimer (42), der sie als Nervenfasern angesprochen wissen will.

Auf Apathy (5) ist zu erwidern

1. daß die Kontinuität: Cilie, Basalkörperchen, Faserwurzel durch Heidenhain, Kupelwieser u. a. genugsam erwiesen ist.

2. daß es nie gelang, die Endfäden aus den Zellen austreten und sich mit Nervenfibrillen verbinden zu sehen.

3. Was sein Argument der Färbung mit Goldchlorid betrifft, so ist bekannt, daß diese Methode wie auch andre Neurofibrillenmethoden zur Darstellung aller möglichen fibrillären Strukturen geeignet sind. Mit Goldchlorid hat Retzius z. B. das Stützskelett der Spermatozoen dargestellt. Endlich zeigte mir ein Vergleich der Blutegelnervenfibrillen, die Herr Dr. Issakowitsch mir zu zeigen die Güte hatte, mit meinen auf die gleiche Weise behandelten Präparaten der Typhlosolisfaserwurzeln und der Meerschweinchenherzmuskulatur, daß die Faserwurzeln im Ton mehr letzteren Objekt glichen. Mit Bielschowskis Methode gelang es, wie oben erwähnt, nicht, die Faserwurzeln zu

färben und wenn es gelingen würde, so könnte man immer noch einwenden, daß Wolff (240) mit dieser »Nervenmethode« selbst Kapillaren der Leber zur Darstellung bringen konnte.

Kupelwiesers (140) und Eismonds (43) Ansicht deckt sich in manchem mit der späteren Koltzoffs (135, 136).

Fürsts (67) Beobachtungen betreffen wahrscheinlich nicht Flimmerzellen, sondern Sinneszellen. Hier mögen die Faserwurzeln wohl nervöser Natur sein.

Die Auffassung, daß die Faßerwurzeln zum Halt der Cilien wegen des hohen Zellinnendrucks dienen sollen, hat vielleicht einige Berechtigung, allerdings sehen wir sie in ganz nahe beisammenliegenden Zellreihen, die wohl sehr ähnlichem Druck ausgesetzt sind, z. B. an der Typhlosolis, sehr verschieden stark entwickelt. Die Nahrungsspeicherung ist sicher nicht von besonderem Einfluß, denn es gibt speichernde faserwurzellose Zellen wie nicht speichernde faserwurzelhaltige.

Auf Vignon (231, 232) läßt sich erwidern, daß die Faserwurzeln feste Gebilde sind, die nichts mehr mit Maschen eines Cytoplasmanetzes zu tun haben.

Maiers (156) Ansicht erscheint wohlbegründet, da tatsächlich ein Fortsatz, den ein in dünner Flüssigkeit sich bewegender Hebelarm in ein Medium von größerer Viscosität entsendet, zur Festigung des Hebels dienen muß.

Wenn Schuberg (203) seine Zurückziehbarkeit bestreitet, da ihm eine Ansatzstelle hierzu fehle, so läßt sich darauf erwidern, daß lokale Dichtigkeitsänderungen des Plasmas wohl diese darstellen können.

Heidenhains Ansicht fällt mit der Koltzoffs (135, 136) zusammen.

Von Lenhosséks (151) Meinung gilt das über Gaule Gesagte.

Ist Brasils (22) Beobachtung richtig, daß, je stärker die Cilienbewegung sei, um so entwickelter die Faserwurzeln ausgebildet seien, so wäre damit gleichfalls ein Beweis für unsre Ansicht erbracht.

Wenn Metalnikoff (162) eine Verbindung mit zutretenden Nerven, die er auch abbildet (l. c. Fig. 32) gesehen haben will, so ist bezeichnend, daß er nur an einer einzigen Stelle diese Wahrnehmung gemacht hat. Es ist doch im höchsten Maße unwahrscheinlich, daß in allen andern Fällen das freilich etwas tückische Goldchlorid die Färbung gerade der kritischen Stelle unterlassen habe. Außerdem hat Selensky (207) in seiner sehr sorgfältigen Nachuntersuchung seines Objektes (— es handelt sich um *Sipunculus* —) nie eine

solche Verbindung gesehen, und ich selbst habe tausende von Zellen der Typhlosolis gleichfalls mit negativem Erfolg daraufhin durchmustert. Daß METALNIKOFF die Verbindung der Basalkörper mit den Cilien nicht auffand, erklärt sich aus der für diese Zwecke meist ungünstigen Goldchloridmethode.

Die Darstellung der POLOWZOW (107) über die mutmaßliche Bedeutung des Fibrillenkonus wimmelt so sehr von Unrichtigkeiten, daß es kaum möglich erscheint, sie in Kürze zu widerlegen: 1. Zitiert sie APATHY und METALNIKOFF falsch, wenn sie behauptet, ersterer würde die Wurzeln nicht in die Basalkörper übgergehen lassen und letzterer würde einen direkten Übergang der Wurzeln in die Basalkörper behaupten. Von Basalkörpern in unserm Sinne spricht überhaupt keiner von beiden, sondern nur von Endanschwellungen der Faserwurzeln, die mit den Cilien, an denen Basalkörper nicht sichtbar sind, alternieren. 2. Wenn sie sich (l. c. S. 384) der Ansicht von GURWITSCH (78) über die Zahl der Wurzeln anschließt, so haben wir gesehen, daß sie falsch ist. 3. Sie glaubt, daß bei narkoseloser Präparation durch starke Muskelkontraktion ein solch starker Überdruck in den Typhlosoliszellen hergestellt würde, daß Protoplasmatröpfchen aus ihnen ausgepreßt würden und die Endfäden von der Basis der Zellen, an der sie ursprünglich geradlinig angeheftet gewesen, losreißen und so erst geschlängelten Verlauf annehmen würden. Beides erscheint mir unrichtig. Tröpfchen treten nur bei Verletzung, nie aber bei sorgfältiger Präparation aus[1], und eine Anheftung eines Endfadens an der Zellbasis glaubt bisher nur METALNIKOFF gesehen zu haben, alle übrigen Forscher haben, von Protozoen angefangen bis zu den Säugetieren, mit den verschiedensten Methoden der Präparation nie eine solche Verbindung gesehen. 4. Wenn sie ferner die in den Zellen aufgestapelten Granula für drüsiges Secret hält, welches sie »ins Darminnere ausstoßen«, so ist darauf zu erwidern, daß es überhaupt keine Drüsengranula, sondern Nahrungspartikelchen sind. Dies hat HEIDENHAIN (92) bewiesen, indem er fand, daß sie an Hungertieren verschwanden, eine Beobachtung, die ich gleichfalls machen konnte. Dies zeigte mir ferner die starke Anhäufung an der Basis der Zelle an und der Umstand, daß man sie nie durch den Zellsaum hindurchtreten sah und Plasma und Kern nie die für Drüsentätigkeit

[1]) Den gleichen Irrtum wie POLOWZOW hat VAN GEHUCHTEN (227) begangen. Man kann am lebenden wie am toten Material durch ungünstiges Präparieren oder Fixieren (an der Typhlosolis z. B. durch Subl.-Alk. Eisessig) genau dieselben Quellungen erhalten, die er als Secretionsstadien beschrieb.

bezeichnende Umwandlung annahmen. All dies macht ihre Vermutung (l. c. S. 385) hinfällig, daß, »nach der Analogie mit der funktionellen Bedeutung der ektoplasmatischen Fasern bei *Lumbricus* auch dem Fibrillenkonus der *Anodonta* eine ähnliche Bedeutung für die Ausstoßung dieses Sekrets zuzuschreiben sei.«

Die Ausführungen Goldschmidts (73) bilden, wie man gesehen, die Grundlage meines Versuches.

e) Anhang.

Anhangsweise soll hier noch betrachtet werden, ob aus dem Vorkommen der Faserwurzeln auf ihre Bedeutung geschlossen werden kann. In der oben angeführten Tabelle muß es auffallen, daß diese Gebilde sich vornehmlich finden 1. an besonders exponierten Zellen oder Teilen von solchen, 2. an Zelloberflächen, die Flüssigkeiten von wechselnder Viscosität ausgesetzt sind.

Zu 1 möchte ich besonders das Vorkommen an Cirren und Membranellen bei Infusorien, das an den Polsterzellen der Ctenophoren, dem Velum der Eolinidenlarven, dem Proto- und Metatroch der *Polygordius*-Larven, besonders aber den Umbiegungsstellen der Corona der *Cyphonautes*-Larve, den Polychätenkiemen und Tentakeln, ferner den Tentakeln der Sipunculiden, den Mundfühlern, Randzellen der Kiemen und Mantelzellen bei Mollusken und den *Axolotl*-Kiemen rechnen. Zu 2 gehören: die Lebergänge der Schnecken, Typhlosolis der Muscheln, Chilusventrikel der *Chironomus*-Larve, Polychätendarm und -oesophagus, Sepiaureter und *Amphioxus*-Leber.

Sehr merkwürdig ist das seltene zeitweise Vorkommen von Faserwurzeln in Zellen, denen sie im allgemeinen fremd sind (Engelmann 48). Vignon (230) schildert sie im Chilusventrikel der *Chironomus*-Larve, in der Nasenschleimhaut des Frosches, Studnicka (222) solche mit Endfaden versehene Gebilde in den Flimmerzellen des Plexus chorioideus ventriculi quarti von *Rana fallonica*, Engelmann (48) des ferneren in der Luftröhrenschleimhaut des Kaninchens und Studnicka (224) im Ependym der Fossa rhomboidea des Menschen und dem Plexus ventriculi quarti des menschlichen Embryo, Friedreich (63, 64) in der gallig imbibierten Gallenblase und Valentin (226) im katarrhalischen Nasenschleim, desgleichen Bühlmann (26); Eberth (41, 40) in der pathologischen Leber und dem krankhaften Hirn des Menschen.

Diese Vorkommnisse ließen sich leicht mit einer in den betreffenden Lumina stark gesteigerten Viscosität in Zusammenhang bringen. Man denke nur an den Fall der Nasenschleimhaut, beson-

ders der katarrhalischen, und an den Ausnahmefall, daß sich in einem Chilusventrikel Wurzeln finden! Ganz besonders trifft dies aber in den vom Ependym geschilderten Fällen zu. Die Sekretbereitung in diesem Organ ist ungemein wechselvoll, demnach muß auch wohl seine Menge und Viscosität wohl ziemlichen Schwankungen unterworfen sein. Wenn in diesen Fällen das umgebende Medium es war, das seine Viscosität änderte, so läßt sich auch bei auffallender pathologischer Veränderung der Zellstatik die gleiche Beobachtung machen. Friedreichs (63, 64) Untersuchung hat den Fall eines »schwielig verdickten, fast lederartigen« Ependyms im Auge, und die Eberths (41) bezieht sich auf eine Flimmerepithelcyste in der Leber eines Menschen mit »amyloider Degeneration« des Organs. Alle diese Befunde mögen einen, wenn auch nur schwachen Beweis für die oben auseinandergesetzten Anschauungen bilden.

Ob freilich in allen Fällen — ich habe hier besonders die im Auge, bei denen es sich um eine Verbindung der Geißel mit dem Kern handelt — die Faserwurzel die nämliche Bedeutung hat, bleibt dahingestellt. Einesteils freilich sehen wir z. B. bei den Myxomycetenschwärmsporen, daß der Kern der Cilie entgegengerückt ist, und es ist zu vermuten, daß er da tatsächlich in den Dienst des Bewegungsorgans getreten ist, wohl hauptsächlich als Stützorgan. Eine solche Rolle spielen sicher die oben nach Dobell (34) geschilderten basalen Differenzierungen an *Trichomastix*, die als starre, formgebende Substanzen am Kern inserieren. Häufig setzt sich die Fortsetzung der Cilie nicht am Kern an, sondern erst vermittels einer Kernkappe.

In andern Fällen möchte man den Kern und Cilie verbindenden Faden als ein nicht mechanischen Zwecken dienendes Gebilde betrachten, dies besonders da, wo er unvermittelt zart gebauten Kernen ansitzt. Dieser bei den Kragengeißelzellen der Spongien z. B. verwirklichte Fall ließe vielleicht daran denken, daß es sich hier lediglich um eine in fadenförmiger Form vom Kern dem Geißelapparat zugeführte Kraftquelle handle, daß er also, wie Prenant (181) sagt, hier chemisch die Bewegung bereitet. In seltenen Fällen stellt der verbindende Faden bei Protozoen nur die letzte Verbindung des vor sich gegangenen »kernendogenen Ursprungs der Basalkörper« dar, den man nach Schaudinn (197) und seinem Schüler Keysselitz (128) bei Protozoen »mehrfach verfolgen konnte«. Die merkwürdigste Rolle spielt aber der sogenannte Achsenstab bei *Trichomastix lacertae*, der nach Keysselitz (128) als Teilungsorgan funktioniert. Eine

eingehende Darstellung der hochinteressanten *Trichomastix*-Teilung ist im Zusammenhang mit der Henneguy-Lenhossékschen Theorie in der neuesten Arbeit Dobells (36) versucht worden.

6. Zusammenfassung und Schluß.

In gedrängter Weise lassen sich die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen etwa folgendermaßen zusammenfassen:

A. Zur Morphologie.

1) Die Zweizahl der Kernkörperchen der Typhlosoliszellen entsteht durch Teilung der Nucleoli in den ruhenden Kernen. Das proximale Kernkörperchen kann in der Richtung nach dem Lumen hin austreten.

2) Die Schlußleisten befinden sich nicht in gleicher Höhe mit dem Zellsaum, sondern unterhalb desselben. Sie sind ausschließlich als formgebende Substanzen (im Sinne Koltzoffs) nach Art der Plateauschen Netze aufzufassen.

3) Ein gesonderter Zellsaum zeichnet die Kiemen- und Typhlosolisflimmerzellen der Muschel sowie (im Gegensatz zu Heidenhain) die Lebergangzellen von *Helix* aus. Er dient gleichfalls zur Festigung der Zelle, da diese nach seiner Auflösung emporquillt.

4) Die Flimmerzellen der Muschelkiemen besitzen, wie dies schon Wallengren fand, auch in ruhendem Zustand ein in der Nähe der Basalkörper liegendes, doch von diesen wohl zu unterscheidendes Diplosom. Das gleiche trifft nach meinen Befunden weiterhin für die Flimmerzellen der *Anodonta*-Typhlosolis und der Ductuli efferentes des Meerschweinchens zu. Damit ist der Einwand Lenhossék's widerlegt, der ihre Existenz neben Basalkörperchen in echten Flimmerzellen bestreitet.

5) Die Cilien der Typhlosoliszellen besitzen in ihrem Innern einen Achsenfaden.

6) Die echten Basalkörper liegen an den saumtragenden Zellen — nach Beobachtungen an den Kiemen- und Darmzellen von *Anodonta* und den Darm- und Lebergangzellen von *Helix* — unterhalb des Zellsaumes. Entgegen den Angaben Schneiders besitzen die Typhlosoliszellen keine innerhalb von diesen sich erstreckende Basalkörperreihe. Hier ist nur eine Anhäufung stark sich färbenden Protoplasmas, deren Deutung unsicher ist.

7) Die Cilie geht unmittelbar in den Zellsaum über und besteht mit Ausnahme ihres Achsenfadens aus der gleichen Substanz wie dieser. Die an dem Übergang beider befindliche Verdickung, die vielfach für ein oberes Basalkorn gehalten wurde, hat mit einem solchen Gebilde nichts gemein.

8) Die Darmzellen von *Helix* besitzen Stäbchen, die je einem Basalkörperchen aufsitzen und, selbst unbeweglich, an ihrem kugelförmig verdicktem äußeren Ende — entgegen Ellermann — in bewegliche Cilien übergehen. Dieser Stäbchensaum ist also einem gewöhnlichen Zellsaum ohne weiteres zu vergleichen.

9) Der Achsenfaden durchsetzt in einer Röhre den Zellsaum und verbindet so die Cilie mit dem Basalkorn. Diese Verbindung nennt man das sogenannte Zwischenstück.

10) Am Basalkorn setzt die Faserwurzel an. Es herrscht also — entgegen Apathy — Kontinuität zwischen Cilie, Zwischenstück, Basalkorn und Faserwurzel.

11) Jede Cilie besitzt also eine Wurzelfaser — entgegen Gurwitsch. — Die Faserwurzeln lassen sich in den von mir beobachteten Fällen in folgende Typen einteilen:

a) Feine kurze Fädchen (ganz schmale Typhlosoliszellen aus der Nähe des Kristallstabansatzes).

b) Längere Fädchen, die Neigung zum Zusammentreten zeigen (Kiemenzellen von *Anodonta*).

c) Zusammentretende Fasern Lebergangzellen von *Helix*).

d) Zusammentretende Fasern mit Endfaden (*Anodonta*-Typhlosolis).

12) Echte Faserwurzeln kommen ausschließlich Flimmerzellen zu.

13) Der Endfaden des Fibrillenkonus endigt stets frei in der Zelle, ohne mit dem Kern in Verbindung zu treten oder sich, wie dies Metalnikoff glaubt, am proximalen Ende der Zelle mit außerhalb der Zelle sich befindenden Gebilden zu verbinden.

14) Die Lebergangzellen von *Helix* besitzen, wie dies schon Holmgren darstellte, im sogenannten »toten Raum«, d. h. an dem in der Höhe der Faserwurzel sich befindenden, von diesem aber frei gelassenen Platze, »Trophospongien«. Entgegen Holmgrens Ansicht sind diese Chromidien im Sinne Goldschmidts, da sie sich mit Chromatinfarben färben. Da die Basalkörper und die Faserwurzeln die gleichen färberischen Eigenschaften haben, so müssen wir sie ihrer Natur nach gleichfalls hierher rechnen.

B. Zur Genese.

15) Mitotische Teilungen in Flimmerzellen wurden gefunden:

a) In den Zellen der *Anodonta*-Kiemen, wo sie schon Wallengren beschrieben hatte, ferner

b) noch in denen der Typhlosolis der Muschel und

c) in den Lebergangzellen von *Helix*. Damit ist gezeigt, daß die alte Auffassung, Flimmerzellen könnten sich nicht teilen, nicht mehr aufrechterhalten werden kann. Die Teilungen verlaufen in allen wesentlichen Punkten gleich, und zwar so, wie dies Wallengren an seinem Objekt beschrieben hat. Was speziell die Genese des Cilienapparates dabei betrifft, so muß ich Wallengren gegen Gurwitsch insofern zustimmen, als sich hier zuerst die Basalkörper und von ihnen ausgehend erst dann die Zwischenstücke und Cilien einerseits, die Faserwurzeln andrerseits bilden.

16) Ich konnte wie Wallengren zeigen, daß das Diplosom in Flimmerzellen als Teilungsorgan wirkt, also ein echtes Centrosom darstellt. Damit ist der Einwand widerlegt, der Diplosomen überhaupt vollständig ihre centrosomale Natur abspricht. Das aber bleibt sicher bestehen, daß die außerordentliche Seltenheit von Mitosen in Flimmerzellen darauf schließen läßt, daß die Diplosomen im allgemeinen eine andre Rolle als die der Teilung auszufüllen haben. Ihre konstant nahe Lage an der Zelloberfläche in Flimmerzellen und flimmerlosen Epithelien spricht vielmehr dafür, daß ihnen hier eine Vermittlung irgendwelcher rätselhafter Art zwischen Außenwelt und Zelle zukommt.

17) Da, wie dies schon Wallengren bewies, zwischen Basalkörpern und Centrosomen keinerlei Beziehungen bestehen oder mit andern Worten, die Basalkörper an der Teilung der Metazoenflimmerzellen keinerlei aktiven Anteil nehmen, so kann für diese Zellen die Henneguy-Lenhossékesche Theorie nicht mehr aufrechterhalten werden.

C. Zur Funktion des Wimperapparates.

18) Sitz der Erregung der Cilie ist ihre Ansatzstelle an der Zelle, gleichviel ob diese in einen scharf abgesetzten Zellsaum (Typhlosolis) oder in einen Stäbchensaum (*Helix*-Darm) differenziert ist oder nicht. In letzterem Falle ist der Erregungsausgang in dem kugelförmig verdickten Ende des Stäbchens zu suchen.

19) Immer geht die Erregung vom außen umgebenden Plasma aus, nie vom inneren Achsenfaden oder von den Basalkörpern. Das umgebende Plasma ist der kontraktile, der eingeschlossene Achsenfaden der elastische Teil des Geißelapparates. Die Basalkörper dienen lediglich zur Verstärkung des Stützpunktes bei der Bewegung als eine Art Gelenk und als Führung für die Achsenfäden (s. u.). Die Achsenfäden sind das elastische innere Skelett der Cilie.

20) Da sich zeigte, daß durch experimentelle Einwirkung wie auf natürliche Weise — auf den hiebei leitenden Gedankengang kann hier in Kürze nicht eingegangen werden — in den Zellen mit den stärksten Faserwurzeln (Typhlosolis, schmale Zellen die bedeutendsten, in solchen mit weniger entwickelten (Typhlosolis, breite Zellen) geringere und in solchen endlich ohne Faserwurzeln (Frosch, Rachen) keine Verkürzungen der Cilien zu erreichen waren, so erhellt daraus, daß den Faserwurzeln die Rolle der Verkürzung zukommt. Dies geschieht in dem Sinne, wie Goldschmidt das gleiche Phänomen an der *Mastigella*-Geißel gedeutet hat. Es kann sich nämlich in beiden Fällen, da jedesmal gezeigt wurde, daß der Achsenfaden, bzw. die Faserwurzel als Fortsetzung desselben, der elastische, das ihn umgebende Plasma dagegen der kontraktile Teil sei, nur um ein Vorstoßen bzw. Rückwärtsziehen des Fadens und nicht um Eigenkontraktionen desselben dabei handeln.

In dieser Übersicht habe ich versucht, nur die gesicherten Ergebnisse meiner Untersuchung kurz zusammenzufassen, und habe alles, was in derselben nur Vermutung ist, weggelassen. Ich werde versuchen, in einer späteren Arbeit manche von dieser letzteren Art näher zu begründen. Die hiezu nötigen Vorarbeiten sind schon teilweise gemacht worden.

Zum Schlusse sei es mir erlaubt, all denen, welche mich bei dieser Arbeit mit Rat und Tat unterstützten, zu danken. Vor allem schulde ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Hertwig, in dessen Laboratorium diese Arbeit zustande kam, für das mir stets gütigst entgegengebrachte Wohlwollen verbindlichsten Dank. Besonders möchte ich auch Herrn Dr. Goldschmidt meinen ergebensten Dank sagen. Ihm danke ich nicht nur das Thema der Untersuchung und die Leitlinien ihres Gedankenganges, sondern auch vielfachen

Rat während derselben, zahlreiche Literaturangaben und Korrekturen. Herrn Assistenten Dr. Popoff danke ich bestens für seine vielfachen Bemühungen und Ratschläge.

München, Juni 1909.

Literaturangabe.

1. —— Sur le développment des fentes branchiales etc. chez l'Amphioxus. (Note préliminaire). Anat. Anz. Bd. 34. 1909.
2. Albertoni, Peter. Wirkung des Cocains auf die Contractilität des Protoplasmas. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48. 1891.
3. Apathy, Stefan. Tamílmánya Najadeák Szövettanáról. Értekezések a Természettudományok köréből, kiadja a M. T. Akad. XVI. Köt. VIII. f. 1884. (Zitiert a. Apathy i. Mitt. a. d. Z. St. N. 1897.)
4. —— Studien über die Histologie der Najaden. Biolog. Centralbl. Bd. 7. 1887—88.
5. —— Das leitende Element des Nervensystems usw. Mitteil. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 12. 1897.
6. —— M. Heidenhains und meine Auffassung der contractilen u. leitenden Substanz usw. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
7. Arnold, J. Über Struktur und Architektur der Zellen. 1. Mitteil. A. f. mikr. Anat. Bd. 52. 1898.
8. Awarinzew, S. Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten. Zool. Anz. Bd. 31. Nr. 251. 1907.
9. Ballowitz, E. Über Sichtbarbeit und Aussehen der ungefärbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen. Zeitschr. f. w. Mikr. Bd. 14. 1897.
10. —— Notiz über die oberfl. Lage d. Centralkörper in Epithelien. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
11. —— Die Riechzellen des Flußneunauges. A. f. mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
12. Bary, A. de. Die Mycetozoen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 10. 1860.
13. Belajeff, Wl. Über die Cilienbildner i. d. spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch bot. Ges. Bd. 16. 1898.
14. —— Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 17. 1900.
15. Benda, C. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. physiol. Ges. z. Berlin. Jahrg. 1898—99. 7. Sitz. Febr. 1899.
16. Bergel. Beiträge zur Physiologie der Flimmerbewegung. A. f. d. ges. Phys. Bd. 78. 1899.
17. Bergen, Fredrik von. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (»Netzapparate« usw.) i. Protopl. usw. A. f. m. Anat. Bd. 64. 1904.
18. Bidder. The Collar-cells of Heterocoela. Quart. Journ. of mikr. Science. Vol. XXXVIII. 1896. (Zit. n. H. N. Maier, 1903.)
19. Bonnet, Robert. Der Bau und die Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morph. Jahrb., herausgeg. v. C. Gegenbaur. Bd. 3. 1877.
20. Bovard, John F. The structure and mov. of condylostoma patens. Univ. of Calif. public. Zool. Vol. 3. No. 14. 28. Sept. 1907.
21. Boveri, Theodor. Zellenstudien. Heft 4. Üb. d. Natur d. Centrosomen. Jena 1900.

22. Brasil, Louis. Contribution à la con. de l'appareil digestif des Annélides polychètes. Arch. d. zool. expér. 4. Série. Tome 2. Année 1904.
23. Brücke, Ernst. Über die Chylusgefäße u. d. Resorpt. d. Chylus. Denkschr. d. kais. A. d. W. Math. nat. Cl. Bd. 6. Wien 1854.
24. Brunn, Albert von. Flimmerepithel i. d. Gallengängen d. Frosches. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
25. Büchner, H. J. Eene methode tot het registreeren der trilhaarbeweging. Utrecht. 1877. (Zitiert a. Engelmann: Flimmeruhr.)
26. Bühlmann. Kenntnis d. krank. Schleimhaut d. Respirationsorgane u. ihrer Prod. d. d. Mikroscop. Bern 1844. (War mir nicht zugänglich. Zitiert nach Friedreich.)
27. Bütschli, O. Protozoa. III. Abt. Bronn. Kl. u. Ord. d. Tierreichs. Leipzig 1887—89.
28. —— Bemerkungen über Cyanophyceen u. Bacteriaceen. A. f. Prot. k. Bd. 5. H. 1. 1902.
29. Carazzi, Dav. Contributo all'istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Mitt. a. d. Zool. St. z. Neapel. Bd. 12. 1897.
30. Carrière, Justus. Die Fußdrüßen d. Prosobranchier usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21. 1882.
31. Cienkowski, L. Über einige Rhizopoden u. verw. Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
32. Clark. In: Annals and Magazin nat. hist. 4. Serie. 1. 1868. (Zitiert nach Fischer. Flagellaten.)
33. Dallinger u. Drysdale. In: Monthley Microscopical Journal. 1874. (Zit. n. Fischer. Flagellaten.)
34. Dobell, Clifford, D. Trichomastix serpentis, n. sp. The Quat. Journ. of Micr. Sc. Vol. 51. Part. 3. Aug. 1907.
35. —— The Structure and Life History of Copromonas subtilis, nov. gen. et nov. spec. The Quat. Journ. of. Micr. Sc. Vol. 52. Part. 1. Jan. 1908.
36. —— Researches on the Intest. Protozoa of Frogs and Toads. The Quat. Journ. of Micr. Sc. Vol. 53. Part. 2. Jan. 1909.
37. Doflein, F. Probleme der Protistenkunde. I. Die Trypanosomen. Jena 1909.
38. Duboscq, O. Sur la motilité des filaments axiales dans l. spermatozoïdes géants d. l. paludine. Compt. rend. d. l'assoc. d. anatomistes 9me réun. Lille 1907.
39. Eberth. Zur Kenntnis des feineren Baues der Flimmerepithelien. Arch. f. patholog. Anat. u. Physiol. Bd. 35. 1866.
40. —— Flimmerepithelcyste im Gehirn. Ibid.
41. —— Cyste mit Flimmerepithel in der Leber. Ibid.
42. Eimer, Th. Weitere Nachrichten über d. Bau d. Zellkerns, nebst Bem. über Wimperepithelien. A. f. m. Anat. Bd. 14. 1877.
43. Eismond, J. Über d. Natur d. sog. kinetischen Centren der Zellen. Verh. d. anat. Ges. z. Pavia. 1900.
44. Ellermann, W. Über die Struktur d. Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
45. Engelmann, Th. W. Über die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. 4. 1868.
46. —— Flimmeruhr und Flimmermühle. Sep. a. Pflügers Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 15.

47. Engelmann, Th. W. Physiologie der Protoplasma- u. Flimmerbewegung. Hermann, Handbuch d. Physiologie. Bd. 1. T. 1. 1879.
48. —— Zur Anatomie u. Physiologie d. Flimmerzellen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 23. 1880.
49. Entz, Géza. Zur näheren Kenntnis der Tintinniden. Mitt. d. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. 6. 1886.
50. Erlanger, R. v. Bemerkungen üb. d. wurmförmigen Spermatozoen v. Paludina vivip. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
51. Fisch, C. Untersuchungen über einige Flagellaten u. verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
52. Fischel, Alfred. Zur Histologie der Urodelen-Cornea u. d. Flimmerepitels. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 15. Heft 48. 1900.
53. Fischer, A. Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrbüch. f. wiss. Botan. Bd. 26. 1894.
54. —— Fixierung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas. Jena. 1899.
55. Flemming, W. Die haartragenden Sinneszellen i. d. Oberhaut d. Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5. 1869.
56. —— Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig. 1882.
57. —— Neue Beiträge zur Kenntnis d. Zelle. 2. Teil. A. f. m. An. Bd. 37. 1891.
58. —— Über Zellteilung. Verh. d. anat. Ges. a. d. 5. Vers. z. München. 1891.
59. Fol, Herm. Lehrbuch d. vergl. mikr. Anatomie. Leipzig. 1896.
60. Franca, C. Le Trypanosome de l'Anguille (T. granulosum Lav. et Mesn.) Archivos do real instituto bacteriologico camara pestana. Tome 2. Fasc. 1. Lisbonne. Jan. 1908.
61. Frenzel, Joh. Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mitt. a. d. Z. St. z. Neapel. Bd. 5. 1884.
62. —— Zum feineren Bau d. Wimperapparates. Arch. f. m. Anat. Bd. 28. 1886.
63. Friedreich, N. Einiges über d. Struktur d. Cylinder- u. Flimmerepithelien. A. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 15. 1858.
64. —— Über d. Struktur d. Cylinder- u. Flimmerepithelien. Amtl. Ber. üb. d. 34. Vers. deutsch. Nat. u. Ärzte i. Karlsruhe. 3. Sitz. An. phys. Abt. 1859.
65. Fuchs, Hugo. Über das Ependym. Verh. d. an. Ges. a. d. 16. Vers. i. Halle. 1902.
66. —— Über Beobachtungen an Secret- u. Flimmerzellen. Anat. Hefte. 1. Abt. H. 77. (Bd. 25. H. 3.) 1904.
67. Fürst, C. M. Haarzellen u. Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. 18. 1900.
68. Gast, Reinh. Beiträge zur Kenntnis v. Apsilus vorax (Leidy). Z. f. w. Z. Bd. 67. 1900.
69. Gaule, J. Das Flimmerepithel der Aricia foetida. A. f. Physiol. Jahrg. 1881. 1881.
70. Goldschmidt, R. Amphioxides. Deutsche Tiefsee-Expedition. 1898—99. Bd. 12.
71. —— Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. 21. H. 1. 1904.
72. —— Die Chromidien d. Protozoen. A. f. Protistenk. Bd. 5. 1904.
73. —— Lebensgeschichte d. Mastigamöben Mastigella vitr. n. sp. u. Mastigina set. n. sp. A. f. Protistenk. Supplement 1. Jena 1907.
74. Greeff, Rich. Pelomyxa palustris etc. A. f. mikr. Anat. Bd. 10. 1874.

75. Grobben, C. Morphologische Studien über d. Harn- u. Geschlechtsapp. sow. d. Leibeshöhle d. Cephalopoden. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. Z. St. i. Triest. Bd. 5. 1884.
76. Gruber, Aug. Studien über Amöben. Ztschr. f. w. Z. Bd. 41. 1885.
77. Günther, Adolf. Weitere Beitr. z. Kenntn. d. fein. Baues ein. Infusorien a. d. Wiederkäuermagen u. d. C. d. Pferdes. Z. f. w. Z. Bd. 67. 1900.
78. Gurwitsch, Alex. Studien über Flimmerzellen. Teil 1. A. f. m. A. Bd. 57. 1900.
79. —— Die Haarbüschel der Epithelzellen i. Vas epididymidis d. Mensch. A. f. m. A. Bd. 59. 1901.
80. —— Morphologie u. Biologie d. Zelle. Jena. 1904.
81. Haeckel, E. Zur Entwicklungsgeschichte d. Siphonophoren. Utrecht. 1869.
82. —— Biologische Studien. Heft 1. Leipzig. 1870. (Zit. a. Haeckel, Kalkschwämme.)
83. —— Die Kalkschwämme. Berlin. 1872.
84. Hamburger, Cl. Zur Kenntnis der Dunaliella salina usw. Arch. f. Prot.k. Bd. 5. H. 6. 1905.
85. Hamlyn-Harris-Ronald. Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrb. Abt. f. An. u. Ont. Bd. 18. 1903.
86. Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. A. f. Protistenk. Bd. 10. 1907.
87. Heidenhain, M. Centralkörperpräparate. Verh. d. a. Ges. a. d. 10. Vers. i. Berlin. 1896.
88. —— Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrierten Systeme. Morph. Arb. her. v. Schwalbe. Bd. 7. 1897.
89. —— Über die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sow. üb. d. Centralkörperfrage im allgemeinen. Ibid.
90. —— Über eine eigentümliche Art protoplasmatischer Knospung a. Epithelien und ihre Bez. z. Mikrocentrum. A. f. m. A. Bd. 54. 1899.
91. —— Über d. Struktur d. Darmepihelzellen. A. f. m. A. Bd. 54. 1899.
92. —— Beiträge zur Aufklärung d. wahr. Wesens faserförmiger Differenzierungen. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
93. —— Über die erste Entstehung d. Schleimpfröpfe beim Oberflächenepithel d. Magens. Anat. Anz. Bd. 18. 1900.
94. —— Struktur der kontraktilen Materie. 2. Teil. Erg. d. An. u. Entwicklg. Bd. 10. 1901.
95. —— Weitere Beiträge z. Beleuchtung d. genet. Verh. zw. molekularer u. histologischer Struktur. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
96. —— Das Protoplasma u. d. kontraktilen Fibrillärstrukturen. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
97. —— Plasma und Zelle. 1. Abt. 1. Lief. Jena. 1907.
98. —— u. Cohn, Th. Über die Mikrocentren i. d. Geweben d. Vogelembryos usw. Morph. Arb. her. v. Schwalbe. Bd. 7. 1897.
99. Henneguy, L. F. Leçons sur la cellule. Paris. 1896.
100. —— Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archives d'anatomie micr. Tome 1. 1897.
101. —— Les insectes. Paris. 1904.
102. Henry, A. Phénomènes sécrétoires dans l'Epididyme des Mammifères. Bibliogr. anat. fasc. 5. 1898.

103. Henry, A. Étude histologique d. l. fonction sécrétoire de l'épidid. chez l. vertébrés sup. Arch. d'an. micr. T. 3. 1900.
104. Hensen, V. Über das Auge einiger Cephalopoden. Z. f. w. Zool. Bd. 15. 1865.
105. Hertwig, O. Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena. 1906.
106. Hertwig, R. Über Mikrogromia socialis. A. f. m. A. Bd. 10. Supplement. 1874.
107. —— Über Kernteilung, Richtungskörperbildung u. Befr. v. Actinosphaerium Eichh. Abh. d. k. bayr. Akad. d. W. 2. Kl. Bd. 19. 3. Abt. 1898.
108. —— u. Lesser, E. Über Rhizopoden u. dens. nahestehende Organismen. 3. T. Heliozoa. A. f. m. A. Bd. 10. Suppl. 1874.
109. Hesse, R. Untersuchungen üb. d. Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 6. T. Zeitschr. f. w. Z. Bd. 68. 1900.
110. —— — 7. T. Ibid. 1901.
111. Hieronymus, G. Über Stephanosphaera pluviatilis Cohn. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, herausgeg. v. F. Cohn. Bd. 4. 1887.
112. Holmgren, Emil. Über die »Trophospongien« d. Nebenhodenzellen u. d. Lebergangzellen von Helix pom. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
113. —— Beiträge zur Morphologie der Zelle. 2. Verschiedene Zellarten. Anat. Hefte. 1. Abt. 75. H. (Bd. 25. H. 1.) 1904.
114. —— Zur Kenntnis d. zylindrischen Epithelzellen. A. f. m. A. Bd. 65. 1905.
115. Holmgren, Nils. Über d. morphol. Bedeutung d. Chitins bei d. Insekten. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
116. —— Studien über Cuticularbildungen. 1. Über Cuticularb. bei Chaetoderma nitidulum. Lov. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
117. Jijima, Isao. Untersuch. über d. Bau u. d. Entwicklungsgesch. d. Süßwasser-Dendrocoelen (Tricladen). Z. f. w. Z. Bd. 40. 1884.
118. Ikeda, R. Über d. Epithel im Nebenhoden d. Menschen. Anat. Anz. Bd. 29. 1906.
119. Ikeno, S. Unters. üb. d. Entw. d. Geschlechtsorgane u. d. Vorg. d. Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. Bd. 23. 1898.
120. Jacobi, R. Anatomisch-histol. Unters. d. Polydoren d. Kieler Bucht. In.-Dissert. Weißenfels 1883.
121. Jahn, E. Myxomycetenstudien. 3. Kernteil. u. Geißelbildung bei d. Schwärmern v. Stenomitis flacc. List. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 22. H. 2. Jahrg. 1904.
122. Jeleniewski, Zenon. Zur Morph. u. Physiol. d. Epithels d. Nebenhodens. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
123. Johnson, Herb. J. A Contribution to the Morph. and Biology of the Stentors. Journ. of Morph. Vol. 8. 1893.
124. Joseph, Heinr. Beiträge zur Flimmerzellen- u. Centrosomenfrage. Arb. a. d. Z. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 14. 1903.
125. —— Über die Centralkörper der Nierenzelle. Verh. d. an. G. a. d. 19. V. i. Genf. 1905.
126. Karsten, G. Über Beziehungen d. Nucleolen zu d. Centrosomen bei Psilotum triquetr. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 11. Jahrg. 1893.
127. Keysselitz, G. Über die undulierende Membran bei Trypanosomen u. Spirochaeten. Arch. f. Prot.k. Bd. 10. 1907.
128. —— Studien über Protozoen. A. f. Pr.k. Bd. 11. 1908.
129. Klebs, Georg. Flagellatenstudien. 2. T. Z. f. w. Z. Bd. 55. 1893.

130. Kleinenberg, Nic. Die Entstehung d. Annelids a. d. Larve v. Lopadorhynchus. Z. f. w. Z. Bd. 44. 1886.
131. Kölliker, A. Das Sonnentierchen, Actinophrys sol. Z. f. w. Z. Bd. 1. 1849.
132. —— Handbuch d. Gewebelehre d. Menschen. 2. Aufl. Leipzig. 1855.
133. —— In: Amtl. Ber. üb. d. 34. Vers. d. Nat. u. Ärzte i. Karlsruhe. 3. Sitz. Sept. 1858. An. physiol. Abt. Karlsruhe. 1859.
134. Kölsch, Karl. Untersuchungen üb. d. Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien. Zool. Jahrb. Bd. 16. 1902.
135. Koltzoff, N. K. Studien üb. d. Gestalt d. Zelle. 1. Unt. üb. d. Spermien d. Dekapoden. A. f. m. A. Bd. 67. 1906.
136. —— — 2. Unters. üb. d. Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2. 1909.
137. Kostanecki. Die Befruchtung des Eies v. Myzostoma glabrum. A. f. m. A. Bd. 51. 1898.
138. Kühne, W. Über den Einfluß der Gase auf d. Flimmerbewegung. A. f. m. A. Bd. 2. 1866.
139. Künstler, J. Contribution à l'étude des flagellés. Bull. d. l. soc. zool. d. France p. l'année 1882. Vol. 7. 1882.
140. Kupelwieser, H. Untersuchungen üb. d. feineren Bau u. d. Metamorph. des Cyphonautes. Zoologica. H. 47. Bd. 19. 4. Lief. 1906.
141. Lang, Arn. Lehrbuch d. vergl. An. d. wirbellosen Tiere. Protozoa. 2. Aufl. Jena 1901.
142. Langerhans, P. Zur Anatomie d. Amphioxus lanc. A. f. m. Anat. Bd. 12. 1876.
143. Lauterborn, Rob. Protozoen-Studien. 4. T. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. Z. f. w. Z. Bd. 65. 1899.
144. —— — 5. T. Zur Kenntnis einiger Rhizopoden u. Infusorien a. d. Gebiete des Oberrheins. Z. f. w. Z. Bd. 90. 1908.
145. Lécaillon, A. Sur les prolongements ciliformes de certaines cellules du Cousin adulte. Bull. d. l. Soc. Entom. d. France. 1899. (Zit. n. Vignon, Différenciation.)
146. Léger, Louis. Sur quelques Cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des Insectes. A. f. Pr.k. Bd. 2. 1903.
147. —— La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. A. f. Pr.k. Bd. 3. 1904.
148. —— et Duboscq, O. Notes biologiques sur les grillons. 4. Sécrétion intestinale. Arch. d. Zool. expér. et gén. Notes et rev. 3. Sér. T. 8. Année 1900.
149. —— et Haggenmuller, P. Sur la structure des tubes de Malpighi chez quelques Coléoptéres ténébrionides. Bull. d. l. Soc. Entom. d. France 1899. (Zit. a. Vignon, Différenciations.)
150. Lendenfeld, R. v. Der Tierstamm der Spongien. D. Zool. Garten. Jg. 38. 1897.
151. Lenhossék, M. v. Über Flimmerzellen. Verh. d. an. Ges. i. Kiel. 1898.
152. Löffler, F. Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, im bes. ihrer Wimperhaare u. Geißeln. Centralbl. f. Bacteriol. u. Parasitenk. Bd. 6. 1889.
153. Maas, O. Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. Sep. Abdr. a. Ztschr. f. w. Z. Bd. 50. H. 4. 1890.

154. Maas, O. Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Z. f. w. Z. Bd. 67. 1900.
155. Mackinnon, D. L. and Vlès, F. On the Optical Properties of Contractile Organs. Journ. of the Royal Micr. Society. For the Year 1908.
156. Maier, Herm. Nic. Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. A. f. P.k. Bd. 2. 1903.
157. Marchi, P. Beobachtungen über Wimperepithel. A. f. m. An. Bd. 2. 1866.
158. Maupas, E. Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. d. z. expér. et gén. 2. Sér. T. 1. 1883.
159. Maurice, Charl. Espèce d'ascidie composite (Fragaroides aurantiacum n. sp.) Liège 1888. Thèse de Paris. (Archives de Biologie.) Sep. Abdr. (Zit. n. Plenge, Myctozoen.)
160. Mayer, Sigm. Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbes. bei Amphibienlarven. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
161. Maziarski, Stan. Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre. Polnisch. Arch. f. biol. u. med. Wissensch. Bd. 2. H. 1. Lemberg 1903.
162. Metalnikoff, S. Sipunculus nudus. Z. f. w. Z. Bd. 68. 1900.
163. Meves, Friedr. Zur Entstehung der Axenfäden menschlicher Spermatozoen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
164. —— Über Centralkörper in männl. Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
165. —— Über den Einfluß d. Zellteilung auf d. Secretionsvorgang an d. Niere d. Salamanderlarve. Festschr. z. 70. Geburtst. v. C. v. Kupffer. Jena. 1899.
166. —— Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobacht. an Paludina u. Pygaera. Sep.-Abdr. a. A. f. m. Anat. Bd. 61. 1902.
167. Minchin, E. A. Note on the larva and the postlarval development of Leucosolenia var. H. etc. Proceed. Roy. Soc. Vol. 60. 1896.
168. —— Investigations on the Development of Trypanosomes in the Tsetse-Flies and other Diptera. The Quat. Journ. of Micr. Science. Vol. 52. Part. 2. March 1908.
169. Mingazzini, P. Richerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti. Mitt. a. d. Z. St. z. Neapel. Bd. 9. 1889—1891.
170. Moroff, Theod. Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten usw. A. f. Pr.k. Bd. 11. 1908.
171. Nagai, H. Erstickung u. Narkose des Flimmerepithels. Z. f. allgem. Physiol. Bd. 5. 1905.
172. Nussbaum, Moritz. Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. A. f. m. A. Bd. 14. 1877.
173. Patten, Will. Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. a. d. Zool. St. z. Neapel. Bd. 6. 1886.
174. Perty, Max. Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern. 1852.
175. Peter, Karl. Das Centrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.
176. Pflüger, E. Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen u. die Entwicklung der Epithelien. A. f. m. Anat. Bd. 5. 1869.
177. Plate, L. Studien über Protozoen. Zool. Jahrb. Bd. 3. 1889.

178. Plenge, Henrique. Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen u. bei Flagellaten usw. Verhandl. des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge. Bd. 6. Heidelberg. 1898—1901.
179. Polowzow, Wera. Über kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelart u. ihre funktionelle Bedeutung. A. f. m. Anat. Bd. 63. 1904.
180. Posner, Carl. Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. A. f. m. Anat. Bd. 14. 1877.
181. Prenant, A. Cellules vibratiles et cellules à plateau. Bibliographie anatomique. T. 7. 1899.
182. —— Notes cytologiques. 5. Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. Archives d'an. micr. Tome 3. 1899—1900.
183. Prowazek, S. v. Protozoenstudien. 3. Euplotes harpa. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 14. 1903.
184. —— Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2. 1903.
185. —— Die Kernteilung des Entosiphon. Ibid.
186. —— Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte. Bd. 5. H. 21. 1904.
187. —— Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. k. Ges. Amte. Bd. 22. H. 2. 1905.
188. —— Vergleichende Spirochaetauntersuchungen. Ibid. Bd. 26. H. 1. 1907.
189. Pütter, Aug. Die Reizbeantwortungen der ciliaten Infusorien. Sep. a. d. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 3. H. 4. 1904.
190. Purkinje. Über Flimmerbewegung im Gehirn. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin. Jahrg. 1836.
191. Retzius, Gust. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. 12. Stockholm u. Jena.
192. Rhumbler, Ludw. Die verschiedenen Cystenbildungen u. die Entwiklungsgesch. d. holotr. Infusoriengattung Colpoda. Z. f. w. Z. Bd. 46. 1888.
193. —— Allgemeine Zellmechanik. Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 8. 1899.
194. Rossbach, M. J. Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen u. ihr Verhalten gegen physik. Agentien u. Arzneimittel. Arb. a. d. Zool. Institut in Würzburg. Bd. 1. 1874.
195. Rothert, W. Über das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. 12. Jahrg. 1894.
196. Schäfer, E. A. Theories of Ciliary Movement. An. Anz. Bd. 24. 1904.
197. Schaudinn, Fritz. Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma u. Spirochaete. Vorl. Mitteil. Arb. a. d. k. Ges.-Amt. Bd. 20. H. 3. 1904.
198. Schmidt, Oskar. Das Larvenstadium von Ascetta primordialis und A. clathrus. Arch. f. m. Anat. Bd. 14. 1877.
199. Schmincke, A. Zur Kenntnis der Drüsen der menschlichen regio respiratoria. A. f. m. An. Bd. 61. 1903.
200. Schneider, A. Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. w. Med. Jahrg. 1854.
201. Schneider, K. C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena. 1902.
202. —— Histologisches Praktikum der Tiere. Jena. 1908.
203. Schuberg, Aug. Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 4. 1891.

204. Schuberg, Aug. Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 6. 1905.
205. Schulze, Fr. Eilh. Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Verh. d. an. Ges. a. d. 10. Vers. i. Berlin. 1896.
206. Schumacher, Sig. v. Zur Biologie des Flimmerepithels. Sitz.-Ber. d. kais. Ak. d. W. Math. nat. Cl. Bd. 110. Abt. 3. Wien 1901.
207. Selensky, W. Untersuchungen über die sog. Urnen der Sipunculiden. Z. f. w. Zool. Bd. 90. 1908.
208. Seligo, Arth. Untersuchungen über Flagellaten. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, herausg. v. F. Cohn. Bd. 4. Breslau 1887.
209. Shaw, Walt. R. Über die Blepharoplasten bei Onoclea u. Marsilia. Vorl. Mitt. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 16. 1898.
210. Simroth, H. Zur Kenntnis des Bewegungsapparates der Infusionstiere. A. f. m. A. Bd. 12. 1876.
211. Sochaczewer, D. Das Riechorgan der Landpulmonaten. Z. f. w. Zool. Bd. 35. 1881.
212. Sommer, Alb. Über Macrotoma plumbea. Z. f. w. Z. Bd. 41. 1885.
213. Spee, Graf F. Beobachtungen über den Bewegungsapparat u. die Bewegung der Darmzotten usw. A. f. Anat. u. Physiol. An. Abt. Jahrg. 1885.
214. Statkewitsch, P. Galvanotropismus u. Galvanotaxis der Ciliata. Z. f. allgem. Physiol. Bd. 5. H. 4. 1905.
215. Sterki, V. Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Z. f. w. Z. Bd. 31. 1878.
216. Strasburger, Ed. Studien über Protoplasma. Jena. 1876.
217. —— Histologische Beiträge. Heft 4. Jena. 1892.
218. —— — Heft 6. Jena. 1900.
219. Stuart, Baron Alex. Über die Entwicklung einiger Opisthobranchier. Z. f. w. Zool. Bd. 15. 1865.
220. —— Über die Flimmerbewegung. Inaug.-Diss. Dorpat. 1867.
221. Studnička, F. K. Über die intercellularen Verbindungen, d. sog. Cuticularsaum u. d. Flimmerbesatz der Zellen. Sitz.-Ber. d. k. böhm. G. d. W. Math. nat. Cl. Jahrg. 1898. Prag. 1899.
222. —— Über Flimmer- u. Cuticularzellen mit bes. Berücksichtigung der Centrosomenfrage. Ibid. Jahrg. 1899. Prag. 1900.
223. —— Über den feineren Bau der Parietalorgane von Petromyzon marinus L. Ibid.
224. —— Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. An. Hefte. 1. Abt. Bd. 14. H. 48. 1900.
225. Thiele, Joh. Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Z. f. w. Zool. Bd. 44. 1886.
226. Valentin, G. Artikel »Flimmerbewegung« in Wagner, Handwörterbuch d. Physiologie. Bd. 1. Braunschweig. 1842.
227. Van Gehuchten, A. Contribution à l'étude du mécanisme d'excrétion cellulaire. La cellule. T. 9. 1893.
228. Verworn, Max. Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena. 1889.
229. —— Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 48. 1891.
230. Vignon, P. Différenciations cytoplasmiques, cils vibratiles et cuticules. Arch. d. zool. expér. et gén. Notes et revue. 3. Série. T. 8. 1900.

231. Vignon, P. Les cils vibratiles. Causeries scient. d. l. Soc. zool. d. France. No. 3. 1900. (Zit. n. Brasil, Annélides polychètes.)
232. —— Recherches de Cytologie générale. Sur les Épithéliums etc. Arch. d. Zool. expér. 3. Sér. T. 9. 1902.
233. Vlès, Fred. M. Sur la biréfringence apparente des cils vibratiles. Compt. rend. hebd. d. séanc. d. l'ac. d. sc. T. 146. Paris. 1908.
234. Vosmaer and Pekelharing. In Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. ii), Deel. 4. 1893. p. 39. (Zitiert nach Plenge.)
235. Wallengren, Hans. Zur Kenntnis des Neubildungs- u. Resorptionsprozesses bei d. Teilung d. hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 15. 1902.
236. —— Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Ztschr. f. allgem. Physiol. Bd. 5. 1905.
237. Webber, H. J. Notes on the fecundation of Zamia and the pollen tube apparatus of Ginko. Botanical Gazette. Vol. 24. 1897—98. (Zit. n. Heidenhain, Plasma u. Z.)
238. —— The Development of the Antherozoids of Zamia. Bot. Gaz. Vol. 24. 1897—98.
239. Wilson, Edm. B. The Cell in Development and Inheritance. New York. 1896.
240. Wolff, Max. Über die fibrillären Strukturen in der Leber des Frosches. Anat. Anz. Bd. 26. Jena. 1905.
241. Woltereck, R. Trochophorastudien. 1. Über d. Hist. d. Larve u. d. Entstehung d. Annelids bei d. Polygordiusarten der Nordsee. Zoologica. 1902.
242. Zimmermann, A. Über die Anwendung d. Methode v. Bielschowsky z. Darst. d. Bindegewebsfibrillen. Ztschr. f. wiss. Microsk. Bd. 25. H. 1. 1908.
243. Zimmermann, K. W. In Verh. d. an. Ges. auf d. 8. Vers. i. Straßburg 1894.
244. —— Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. A. f. m. Anat. Bd. 52. 1898.

Anhang.

245. Eichhorst. Über die Entwicklung des menschlichen Rückenmarkes und seiner Formelemente. Arch. f. path. An. her. v. Virchow, Bd. 65. 1875.
246. Hatschek, Bert. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. a. d. Z. I. Wien. Bd. 1. H. 3. 1878.
247. Berthold, G. Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. d. Z. St. Neapel. Bd. 2. 1881.
248. Janssens, Fr. Les branchies des Acéphales. La cellule. Tome 9. 1893.
249. Schmidt, Curt. Über eigentümliche, aus dem Flimmerepithel hervorgehende Gebilde. A. f. m. A. Bd. 20. 1881—1882.
250. Ballowitz, E. Zur Kenntnis der Zellsphäre. A. f. An. u. Phys. An. Abt. Jahrg. 1898.

Tafelerklärung zu Tafel XXII u. XXIII.

Sämtliche Figuren wurden bei Benutzung von Zeiss-Compens. Ocularen u. Apochromaten gezeichnet. Mit Ausnahme von Fig. 10 geschah dies in der Weise, daß das Bild auf Objekttischhöhe mittels Abbeschem Zeichenapparat

projiziert wurde. Fig. 1, 2, 7, 8, 14, 15, 19, 20 u. 21 wurden von Universitätszeichner Skell, die übrigen von mir ausgeführt.

Fig. 1. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zelle. Schmalseite. Verbindung der Cilien mit den Basalkörpern. Faserwurzeln mit Endfaden. Unterhalb der Basalkörper das »Diplosom«. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eisessig. F. Goldchrorid. Vergr. 1500 f.

Fig. 2. *Anodonta.* Typhlosolis. Breite Zelle. Schmalseite. Verbindung der Cilien mit den Basalkörpern. Faserwurzeln mit Endfaden. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eisess. F. Goldchrorid. Vergr. 1500 f.

Fig. 3. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zellen. Schmalseite. Faserwurzeln mit Endfäden. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eisess. F. Eis.-Häm. Vergr. 2250 f.

Fig. 4. *Anodonta.* Typhlosolis. Breite Zellen. Kernkörperchenausstoßung. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. n. Weigert-Heidenhain-Van Gieson. Vergr. 1000 f.

Fig. 5. Meerschweinchen. Ductulus efferens. Flimmerzelle mit Diplosomen und Schlußleiste, diese beiden in eine Ebene projiziert. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Eisenhäm.-Lichtgrün. Vergr. 1500 f.

Fig. 6. Dasselbe. Querschnitt in der Höhe der Schlußleisten, um die Diplosomen zu zeigen. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H.-Lichtgrün. Vergr. 1500 f.

Fig. 7. *Anodonta.* Kieme. Mittlere Zelle in Mitose. Aufgelöster Basalapparat als dunkle Wolke sichtbar. Rechte Zelle mit Diplosom. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H. Vergr. 1500 f.

Fig. 8. *Helix pomatia.* Lebergangzellen. Mittlere Zelle in Mitose. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Boraxkarmin, Schnittfärbung. Vergr. 1000 f.

Fig. 9. *Anodonta.* Typhlosolis. Breite Zellen. In der rechten Zelle sind die Cilien verquollen und nur noch ihre Achsenfäden sichtbar. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.

Fig. 10. *Anodonta.* Typhlosolis. Durch Wärmeeinwirkung aus dem Verband losgelöste Zellen. a) Kernhaltige, faserwurzellose, b) kernlose, faserwurzelhaltige Zelle. In b übermäßige Verlängerung der Cilien. Nach einer nach dem Leben gefertigten Skizze.

Fig. 11. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zelle. Schmalseite. Flimmerapparat. c. = Cilien. ob. = »Obere Basalkörperchen«. zw. = Zwischenstücke mit durchtretenden Achsenfäden. ub. = Basalkörperchen. di = Diplosom. chr. = Chromatische Anhäufung um die Faserwurzeln. f. w. = Faserwurzeln. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 2250 f.

Fig. 12. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zellen. Breitseite. Flimmerapparat. Kontinuität: Cilie, Zwischenstück, Basalkörperchen, Faserwurzel. In der Zelle ganz rechts Diplosom. 4 μ Fix. nach Benda. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.

Fig. 13. *Helix pom.* Lebergangzellen. Etwas schräger Schnitt. Kontinuität des Flimmerapparates. In zwei der sich nicht teilenden Zellen »Trophospongien«. Mitose mit deutlich sichtbaren Centrosomen. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Delafieldsches Hämatox. Vergr. 1500 f.

Fig. 14. *Helix.* Lebergangzelle. Im »toten Raum« »Trophospongium«. Austritt von Chromatin aus dem Kern zur Bildung des Trophospongiums (?). 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Borax-Karmin. Schnittfärbung. Vergr. 1000 f.

Fig. 15. *Helix.* Lebergangzellen. »Trophospongien« im »toten Raum«. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Bor.-Karm. Schnittf. Vergr. 1000 f.

Fig. 16. *Helix.* Lebergangzellen. Querschnitt in der Höhe der Trophospongien, um diese zu zeigen. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. Delafield-Häm. Vergr. 1500 f.

Fig. 17. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zellen. Schmalseite. Kontinuität von Cilie und Faserwurzel. Gezeichnet wurde nur, was ganz genau in einer Ebene lag. 1 μ. Fix. Formol $8^1/_2\%$. F. E.-Häm. Vergr. 2250 f.

Fig. 18. *Anodonta.* Typhlosolis. Schmale Zelle. Schmalseite. Letztes Stadium der Mitose. Im Kern hat sich das Kernkörperchen gebildet. Die Centrosomen rücken, zum Diplosom vereint, gegen den schon ausgebildeten Flimmerapparat. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.

Fig. 19. Gleiches Obj. Beginn der Mitose. Cilien größtenteils verschwunden. Der basale Flimmerapparat noch vorhanden. Herabrücken des Diplosoms unter Vergrößerung desselben. Beginnende Schleifenbildung im Kern. Die Zelle hat sich von ihrer Basis abgehoben. 5 μ Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.

Fig. 20. Gl. Obj. Mitose. Flimmerapparat verschwunden. Das herabgerückte Centrosom teilt sich unter Strahlenbildung. Im Kern Schleifenbildung. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H. Vergr. 1500 f

Fig. 21. Gl. Obj. Mitose. An Stelle der basalen Flimmerstrukturen eine dunkle Wolke. Auseinanderrückende Chromosomen. Rechts Centrosom sichtbar. Zelle gequollen. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-H. Vergr. 1500 f.

Fig. 22. *Helix pom.* Darmzelle. Cilientragender Stäbchensaum. Unter jedem Stäbchen ein Basalkorn. 5 μ. Fix. Subl. 2 T. Eis. F. E.-Häm. Vergr. 1500 f.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich am 9. Januar 1883 zu München als der Sohn des Apothekers Georg Erhard und seiner Frau Josepha, geb. Sedlmayr. Nachdem ich in München die Volksschule besucht hatte, betrieb ich die humanistischen Studien, erst am kgl. Gymnasium St. Stephan in Augsburg, dann am kgl. Luitpoldgymnasium in München und erwarb das Reifezeugnis im Juli 1902. Gleich darauf genügte ich meiner militärischen Dienstpflicht, wurde aber schon Ostern 1903 auf Grund eines schweren Ohrenleidens, das ich mir im Dienst zugezogen hatte, endgiltig entlassen. An der kgl. Universität in München widmete ich mich erst vier Semester dem Studium der Philosophie erster Sektion, und zwar vornehmlich dem der Literaturgeschichte bei Herrn Professor Muncker und der Geschichte bei Exzellenz von Heigel, daneben dem der Philosophie, Archäologie und Wirtschaftsgeschichte. Dann wandte ich mich ausschließlich den Naturwissenschaften zu und studierte abwechselnd in München und Jena. Hauptsächlich oblag ich den Studien der Zoologie bei Herrn Geheimrat Hertwig, Geologie bei Herrn Professor Rothpletz und Geographie bei Herrn Professor von Drygalski, daneben dem der Paläontologie, Botanik, Chemie, Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Histologie. Während der letzten fünf Semester arbeitete ich ganztägig in Zoologie bei Herrn Geheimrat Hertwig.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.